SHOUT
SHARE
IT

21547
Smith
16

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

DIXIÈME SÉRIE

TOME II

Smithsonian Institution
250948
National Museum

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1920

Tous droits de traduction et de reproduction
réservés pour tous pays.

90e ANNÉE. — Xe SÉRIE. T. II. Nos 1 à 5

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME II. — Nos 1 à 5

Smithsonian Institution
AUG 23 1920
National Museum

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1920

Ce fascicule a été publié en juin 1920.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

40 *fr. pour 2 volumes à paraître de l'une ou de l'autre série.*

Prix des collections :

Première série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Rare.*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	400 fr.
Troisième série (1844-1853).	Zoologie seulement,	20 vol.	400 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Zoologie seulement,	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1885).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Huitième série (1895 à 1904).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Neuvième série (1905 à 1917).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.

Partie Botanique { Les années 1844, 1854 et 1863 sont épuisées.
Chacune des années des 3e et 4e séries est vendue à 25 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume.......... **15** fr.
22 volumes.................................. 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

Publiées sous la direction de M. M. Boule.

ÉVOLUTION DU TISSU VASCULAIRE

CHEZ

QUELQUES PLANTULES DE DICOTYLÉDONES

Par Maurice LENOIR

Smithsonian Inst
AUG 23 1920
National Mus

INTRODUCTION

Malgré la quantité considérable d'ouvrages publiés sur ce sujet, si nous avons osé l'aborder à notre tour après tant de savants botanistes du xix$^{\text{e}}$ siècle et du commencement du xx$^{\text{e}}$, c'est que les résultats qu'ils semblaient avoir nettement établis ont été remis complètement en question, il y a de cela seulement quelques années, par M. Gustave Chauveaud. Ses nombreux mémoires tendent à prouver que les transformations subies dans la forme, la disposition des faisceaux libéro-ligneux, à leur passage de la racine dans la tige et les cotylédons des jeunes plantules en voie de développement des plantes vasculaires, n'existent pas en réalité comme on l'a décrit et admis jusqu'à ces dernières années. Nous avons pris à tâche de contribuer à mettre au point, autant que nos moyens nous le permettaient, la question, pour un certain nombre de plantules de Dicotylédones.

Nous avons étudié tout particulièrement plusieurs espèces du genre *Veronica* au point de vue seulement de l'apparition des premiers vaisseaux ligneux et des premiers vaisseaux libériens, en considérant aussi quelquefois l'ensemble des autres formations du faisceau.

Pour étendre et généraliser quelque peu les résultats obtenus par l'étude des plantules de *Veronica*, nous avons observé, de façon plus sommaire cependant, celles d'autres espèces de Dicotylédones :

Helianthus annuus, *Urtica pilulifera* et *dioica*, *Lamium amplexicaule* et *album*, *Cucumis dipsaceus*, *Cucurbita maxima*, *Carum Carvi*.

Nous nous sommes facilement procuré les différentes graines de ces espèces, grâce à l'obligeance de MM. les professeurs des Facultés de Lyon, Grenoble, Montpellier et, tout particulièrement, à celle de M. le professeur Costantin, au Muséum d'Histoire naturelle.

Les germinations ont été obtenues aux laboratoires de Botanique de la Sorbonne ou à celui du Muséum.

Les recherches ont été faites à la Sorbonne, sous la direction de notre excellent maître M. le professeur Gaston Bonnier. Une partie de cette étude a été exécutée au Muséum, où nous avons trouvé un excellent accueil. Nos sentiments de reconnaissance s'adressent tout d'abord à M. Van Tieghem, dont le monde savant a eu à déplorer la perte en 1914 ; nous avons aussi reçu des conseils du regretté Louis Morot, qui était alors assistant au Muséum. Nos remercîments s'adressent encore à M. Gustave Chauveaud, sous-directeur du Laboratoire des Hautes Études, ainsi qu'aux travailleurs du Muséum, chez lesquels nous avons trouvé une complaisance inépuisable.

Nous n'aurions garde non plus d'oublier et de passer sous silence l'aide bienveillante que nous avons toujours trouvée au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, auprès de M. Jean Friedel, qui était conservateur des collections ; de M. Viguier, qui était maître de conférences ; de M. Coupin, chef des travaux pratiques ; de M. Combes, préparateur dans ce même laboratoire.

Remercions aussi M. l'abbé Etoc pour les encouragements qu'il nous a donnés, et adressons un souvenir ému et reconnaissant à notre très regretté maître l'abbé Réchin.

Que M. Edmond Perrier, directeur du Muséum, à l'amabilité duquel nous devons d'avoir obtenu une bourse de doctorat, veuille bien agréer nos sincères remercîments.

ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

Notre premier travail sur le sujet fut une note parue dans les *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, le 7 avril 1913, note qui traite du « début de la différenciation vasculaire dans la plantule des *Veronica* », à laquelle répondit un peu vertement M. G. Chauveaud. Nous avons jugé meilleur d'attendre, pour reprendre la question, le moment où nous publierions la présente thèse. Cette réponse de M. G. Chauveaud nous fut très utile ; elle nous rappela très à propos qu'en sciences il est nécessaire, si l'on veut bien se faire comprendre, de définir nettement les termes dont on se sert lorsqu'ils ont été employés dans des sens divers par des auteurs différents.

Nous définirons donc, avant toute chose, les termes fondamentaux suivants dont nous aurons à nous servir très souvent au cours de ce travail :

1° Vaisseau libérien ;
2° Tube criblé ;
3° Vaisseau ligneux ;
4° Cellule vasculaire ligneuse ;
5° Faisceau libérien ;
6° Faisceau ligneux ;
7° Faisceau libéro-ligneux.

Un grand nombre de botanistes, tels que Van Tieghem, MM. Bonnier, Lignier, Belzung, Matruchot, Daguillon, nomment *tube criblé* une file de cellules, tantôt cylindriques, tantôt prismatiques, portant des cribles sur leurs parois séparant ordinairement deux cellules d'une même file. Ces conduits transportent la sève élaborée.

Pour d'autres botanistes, tels que Russow, Lecomte, Chauveaud, le tube criblé est seulement formé de l'un quelconque des articles unicellulaires des files que les botanistes précédemment cités appellent tubes criblés.

De là des confusions et des équivoques qu'il nous est nécessaire de faire disparaître pour éviter des discussions de mots inutiles. Pour préciser mieux la nature des éléments, nous adopterons désormais les dénominations suivantes :

1° *Vaisseau libérien ou vaisseau criblé.* — L'unité vasculaire formée par une file conductrice d'éléments criblés sera désignée par le terme *vaisseau criblé* ou *vaisseau libérien.*

2° *Tube criblé ou cellule criblée.* — L'élément criblé formé par une seule cellule sera désigné sous le nom de *tube criblé* ou de *cellule criblée.*

3° *Vaisseau ligneux.* — Le *vaisseau ligneux* est une file de cellules à parois épaissies et lignifiées dont les cloisons séparatrices de deux cellules successives peuvent se résorber en tout ou en partie, formant de véritables tubes plus ou moins parfaits. Les vaisseaux ligneux tansportent la sève brute.

4° *Cellule vasculaire ligneuse.* — Nous désignerons ainsi chacune des cellules entrant dans la composition d'un vaisseau ligneux.

5° *Faisceau libérien.* — C'est l'ensemble des vaisseaux libériens et des éléments libériens annexes dépendant d'un même pôle de différenciation et juxtaposés en groupes à côté les uns des autres.

6° *Faisceau ligneux.* — Même définition que la précédente, en remplaçant le mot libérien par le mot ligneux.

7° *Faisceau libéro-ligneux.* — Ensemble des faisceaux libériens et des faisceaux ligneux juxtaposés et liés dans une communauté de parcours.

Ces définitions étant établies, nous examinerons les théories principales qui se sont donné pour but la connaissance et l'explication du passage de la disposition alterne, caractéristique actuellement de la racine, à la disposition superposée, réalisée dans la tige et les feuilles, des faisceaux libéro-ligneux. Nous ferons la critique de ces théories ; nous exposerons ensuite les faits qu'il nous a été donné d'observer ; nous verrons enfin quelles conclusions nous croyons devoir en tirer.

Au commencement du xx^{e} siècle, deux théories principales se trouvent en présence pour expliquer le passage de la structure alterne radiculaire à la structure superposée du faisceau libéro-ligneux dans la feuille et la tige. La plus ancienne en date, due à Van Tieghem (1869-1871), est celle mise au point par M. Gaston Bonnier ; l'autre, entièrement nouvelle, est le résultat de longues observations faites par M. G. Chauveaud. Nous bornerons notre étude à la manière dont les premières formations libéro-ligneuses radiculaires se comportent en passant dans la tige et les cotylédons des plantules des Phanérogames, examinant les théories envisagées dans ce cadre restreint, mais encore suffisamment général.

CHAPITRE PREMIER

THÉORIES ET CRITIQUE

§ 1. — Théorie de la torsion et du dédoublement.

A. Théorie. — Le système le plus ancien, auquel se rallient en fait la majorité des botanistes, peut être énoncé dans les trois propositions suivantes :

Dans le collet des Phanérogames, lorsqu'on suit les faisceaux libéro-ligneux de la radicule dans la portion de tige sous les cotylédons qui en sont les premières feuilles, d'où son nom d'axe hypocotylé, pour s'élever dans les cotylédons :

1° Le faisceau ligneux (accompagné des deux demi-faisceaux libériens qu'il semble entraîner) en forme de V de Y ou de I, à pointement trachéen extérieur dans le radicule, s'ouvre dans l'axe hypocotylé et finit par se retourner complètement dans le cotylédon, ou même dès l'axe hypocotylé ;

2° Il y a donc identité entre le faisceau libéro-ligneux radiculaire et le faisceau libéro-ligneux cotylédonaire ; le premier, caractéristique de la racine, possédant la disposition alterne ; le second, caractéristique de la feuille et de la tige, ayant le bois et le liber en superposition ;

3° Pendant que la rotation du faisceau se produit, il y a dédoublement. Le pôle ligneux se divise en deux parties égales qui tournent de 180° environ ; le liber se scinde en deux portions, dont chacune suit l'extrémité d'une des branches du V dans son mouvement.

D'après cette théorie donc, il y a identité entre le faisceau radiculaire et le faisceau cotylédonaire, dédoublement, et rotation des demi-faisceaux dans l'axe hypocotylé.

A l'appui de ces conclusions, nous citerons l'étude faite par

Gérard de deux plantules (*Nigella damascena* et *Veronica hederæfolia*), après avoir exposé la théorie dans un résumé de deux notes mettant au point la question et présentées par M. Gaston Bonnier en 1900 à l'Académie des sciences (1), notes dans lesquelles il montre les rapports entre les différentes structures cribro-vasculaires primaires en passant de la racine à la tige et au cotylédon.

1° Marche de la différenciation des cellules dans le cylindre central de la racine : si l'on considère des coupes transversales faites à un niveau où tous les éléments de la structure primaire sont déjà formés, alors qu'il n'y a encore de constitué par faisceau qu'un vaisseau ligneux ou quelques vaisseaux libériens, on voit les files cellulaires non différenciées disposées en éventail autour du premier vaisseau ou des premiers éléments libériens.

Si l'on observe la plus interne d'un groupe de ces files cellulaires à partir d'un pôle ligneux, les éléments se succèdent de la périphérie vers le centre, puis obliquent à droite ou à gauche, enfin se dirigent du centre à la périphérie vers un pôle libérien à partir duquel se différencient quelques cellules qui se mettent dans le prolongement des files procédant du pôle ligneux. La file entière présente la forme d'un *u* large. La file la plus externe se développe tangentiellement au cylindre central d'un pôle ligneux à un pôle libérien suivant et, entre ces deux séries extrêmes, la marche se produit de façon analogue pour les files intermédiaires. A la rencontre de deux files cellulaires libériennes et ligneuses, une cellule se trouve, qui ne peut être considérée comme libérienne ou ligneuse et qui, par des cloisonnements de direction perpendiculaire à celles-ci, donne la structure secondaire lorsqu'elle existe.

2° Comparaison de la différenciation des éléments dans la racine et dans la tige : comparons cette première structure de la racine à celle de la tige de la même plante. Dans la tige, chaque fragment du tissu libéro-ligneux est produit par une double différenciation, qui a pour point de départ le pôle libérien, d'une part, et, de l'autre, le pôle ligneux, situés tous les deux sur un même rayon du cercle formé par la coupe du cylindre central. Les directions de différenciation des files de cellules s'établissent en éventail à partir du pôle ligneux vers le pôle libérien et du pôle libérien vers le bois.

---

(1) *C. R. Acad. sc.*, t. CXXI, p. 781 (séance du 12 novembre 1900). — *Id.*, p. 1276 (séance du 31 décembre 1900).

Il s'ensuit que l'ordre de différenciation des éléments du cylindre central est exactement le même dans les deux membres de la plante, à cela près que le développement des tissus s'effectue dans la tige, suivant un ensemble de lignes régulières symétriques rejoignant deux pôles opposés radialement et, dans la racine, suivant un ensemble de lignes régulières, mais asymétriques, qui relient deux pôles sensiblement placés sur une même circonférence. Les deux directions opposées se rencontrent bout à bout dans le dernier élément différencié de la file considérée, aussi bien dans la racine que dans la tige.

On peut représenter comparativement la structure de la tige à celle de la racine par le schéma suivant (schéma R et T, note 1, p. 7). Considérons le schéma T (fig. 1) représentant deux demi-faisceaux libéro-ligneux de la tige (pb_1, pl_1 et pb_2, *Pl. II*), séparés par un rayon médullaire rm, rm'. Imaginons que les files de cellules indiquées par des flèches qui se correspondent soient flexibles. Si l'on rapproche entre eux les deux pôles ligneux pb_1, pb_2, et qu'on les fasse glisser jusqu'à venir près du bord du cylindre central, en entraînant à leur suite toutes les files de cellules qui en dérivent, on obtiendra le schéma représenté au-dessous R (fig. 1), c'est-à-dire la structure de la racine. On peut dire que la racine renferme deux demi-faisceaux libéro-ligneux approximativement tangentiels, qui correspondent à deux demi-faisceaux libéro-ligneux de la tige approximativement radiaux.

3° Conséquences anatomiques résultant des faits précédents : le cylindre central présente le même plan général dans la tige et dans la racine ; la seule différence réside dans la position des pôles ligneux, qui, dans la racine, sont comme rejetés vers la périphérie du cylindre central.

Telles sont les conclusions sur lesquelles est basée la théorie de l'identité du faisceau foliaire et radiculaire, du dédoublement et de la rotation.

Voyons maintenant les modes présentés par ce dédoublement et cette rotation chez les Dicotylédones d'après cette théorie.

Le passage des faisceaux varie considérablement suivant

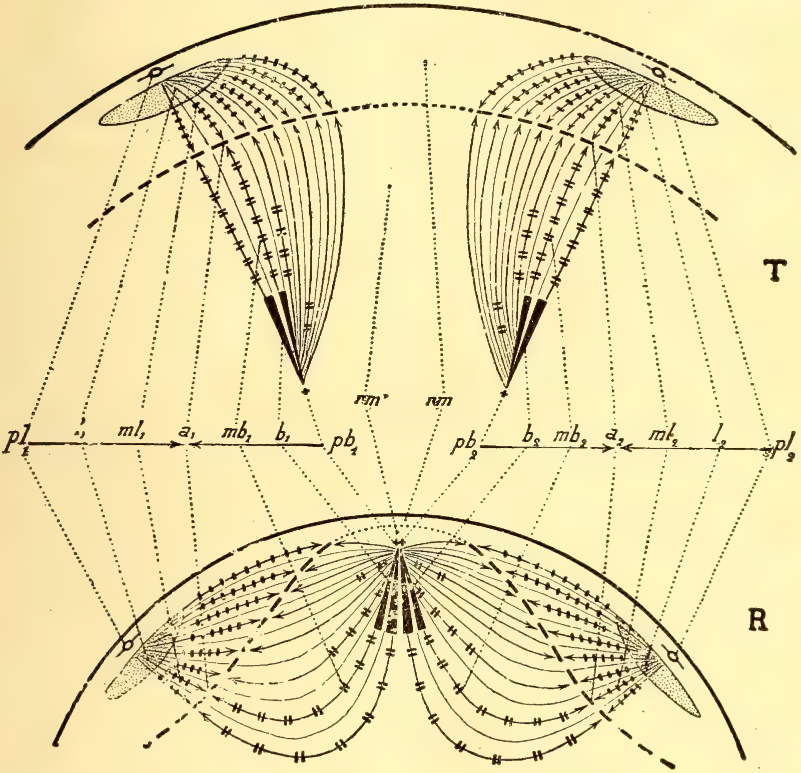


Fig. 1. — Schéma T : coupe transversale de deux demi-faisceaux libéro-ligneux dans la tige ; schéma R : *id.* dans la racine. — pl_1, pl_2, pôles libériens ; l_1, l_2, liber primaire ; ml_1, ml_2, liber secondaire ; a_1, a_2, zone génératrice du bois et du liber ; mb_1, mb_2, bois secondaire ; b_1, b_2, bois primaire ; pb_1, pb_2, pôles ligneux ; *rm*, *rm'*, rayon médullaire. (D'après Gaston Bonnier.)

les plantes, mais peut se réduire à deux cas principaux.

1° Les faisceaux libériens continuent leur marche dans la tige hypocotylée sans modifications ; au contraire, les faisceaux ligneux se dédoublent radialement en deux lames vasculaires séparées peu à peu par interposition de parenchyme. Les deux moitiés tournent sur elles-mêmes de 180° environ, chacune d'elles s'unissant à la moitié correspondante de l'autre faisceau, constituant ainsi un faisceau nouveau, mais dont l'orientation est inverse de celle qui était réalisée dans la racine ; la partie externe du faisceau est devenue interne et, réciproquement, la portion interne est devenue externe. Le faisceau ligneux ainsi retourné se place en dedans, en face d'un faisceau libérien caulinaire.

Le nombre des faisceaux libéro-ligneux de la tige reste le même que celui des faisceaux libéro-ligneux de la racine.

2° La plupart du temps, le dédoublement affecte non seulement les faisceaux ligneux, mais encore les faisceaux libériens. Chaque demi-faisceau ligneux retourné se place en face d'un demi-faisceau libérien voisin, qui se déplace sur le côté pour aller à sa rencontre. Les faisceaux libéro-ligneux sont alors dans la tige en nombre double de ce qu'ils étaient dans la racine (par exemple chez le Haricot). Les faisceaux libéro-ligneux pénètrent alors de l'hypocotyle dans les cotylédons, quelquefois en partie seulement, puis se reforment dans l'épicotyle.

B. Faits. — Pour concrétiser l'expression de ces vues théoriques, nous allons exposer deux exemples d'observations faites par Gérard sur le *Nigella damascena* et le *Veronica hederæfolia* dans ses *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (1).

Nigella damascena L. (p. 309). — « La racine, de structure très normale, présente le type binaire... Les faisceaux vasculaires sont formés d'une dizaine de petites trachées disposées sur deux rangs. Les deux faisceaux isolés laissent une moelle au centre. Les faisceaux libériens comprenant un même nombre d'éléments sont largement séparés des faisceaux vasculaires par le tissu conjonctif du cylindre central légèrement elliptique... Le cylindre central conserve la structure de cette partie de la racine jusque dans le voisinage des cotylédons ; ses éléments prennent alors en très peu de temps la disposition caractéristique de la tige ; celle-ci ne se réalise pourtant pas entièrement avant la séparation des cotylédons. Les faisceaux conservent dans l'axe hypocotylé une orientation spéciale. La tige n'apparaît véritablement qu'à la base du premier entrenœud...

---

(1) *Bot., Ann. Sc. Nat.*, 5e série, t. XI, 1880-1881, p. 308.

« Ce n'est qu'à quelque distance des cotylédons que commencent les transformations sérieuses du cylindre central. Jusque-là, le tissu conjonctif central s'est légèrement agrandi; les faisceaux libériens ont augmenté le nombre de leurs éléments et se sont étalés le long de la couche rhizogène, s'avançant vers les faisceaux vasculaires pour faciliter la formation des faisceaux libéro-ligneux...

« Lorsque l'axe se sépare en deux masses pour former les cotylédons,... le tissu conjonctif central pénètre au milieu des éléments des faisceaux vasculaires; ceux-ci prennent l'aspect d'un V dont la pointe, tournée vers l'extérieur, est formée par la trachée primitive. A la suite de cet écartement, les vaisseaux les plus larges, formés en dernier lieu, viennent s'appuyer contre les extrémités des faisceaux libériens. La trachée primitive est ensuite *repoussée* vers l'intérieur par interposition du tissu conjonctif entre cette trachée et le péricambium. Repoussée de plus en plus profondément par la multiplication de ce tissu, la trachée primitive entraîne les éléments vasculaires, et bientôt les deux branches du V se trouvent sur le prolongement l'une de l'autre. Comme conséquence apparaissent deux faisceaux libéro-ligneux opposés confondus par leur extrémité interne, formant une sécante au cylindre central. Ils ont les caractères des faisceaux de la tige sans en avoir l'orientation.

« Lors de la séparation des faisceaux vasculaires libéro-ligneux qui s'infléchissent dans les cotylédons, les masses vasculaires opposées tournent sur les trachées médianes communes afin de se rapprocher et de se confondre...

« Les masses libériennes opposées entraînées dans le mouvement ne se confondent point; elles demeurent séparées par les cellules rhizogènes et les cellules conjonctives qui ont repoussé la trachée primitive...

« Simultanément les faisceaux libériens se divisaient en trois masses égales. Nous avons déjà suivi jusque dans les cotylédons les deux latérales qui se superposent aux demi-faisceaux vasculaires de la racine ; la partie médiane, plutôt procambiale que libérienne, donne naissance à la face interne dans l'ordre centrifuge à de petites trachées. Les faisceaux libéro-ligneux ainsi constitués ont dès leur naissance tous les caractères des faisceaux vasculaires de la tige. Ils se divisent bientôt en trois masses, deux petites latérales qui deviennent les nervures latérales des cotylédons; la médiane plus volumineuse passe dans le premier entre-nœud. »

Veronica hederæfolia L. — « Plantule de faible puissance mesurant $4^{cm},5$; la racine, longue de 1 centimètre seulement, augmente surtout de volume dans sa partie supérieure, sans qu'il y ait pour cela de saut brusque dans le diamètre... Le liber est fort étalé, les faisceaux vasculaires non réunis au centre.

« Il faut remonter 2 centimètres au-dessus de la transformation des téguments avant de trouver une nouvelle modification; là apparaît le tissu conjonctif entre les trachées et le péricambium. Les faisceaux sont repoussés en bloc vers l'intérieur; mais le mouvement s'arrête avant que les éléments les plus externes se soient engagés dans la moelle. Aussi, lorsque, un peu plus haut, la moelle coupant ces faisceaux en V puis les séparant en deux masses aura formé deux petits faisceaux avec chacun d'eux, ces éléments auront leurs trachées les plus étroites tournées vers l'extérieur. Ils s'opposeront au liber tout en conservant cette disposition. Vers les cotylédons, ils se ramassent sur eux-mêmes et prennent l'orientation tangentielle. Ils ne la perdent qu'en pénétrant dans les cotylédons. Ils se rapprochent de l'orientation radiale en tournant légèrement sur eux-mêmes, mais conservent une disposition inclinée.

« Les faisceaux libériens ne se divisent qu'à la séparation des cotylédons, ils donnent naissance aux trois masses obligatoires. Après avoir disloqué la couche rhizogène par leur pénétration, ils s'appuient directement sur l'endoderme.

« Le collet comprend la tigelle seulement. La structure de la tige est presque réalisée à la naissance des cotylédons, moins toutefois l'élargissement du cylindre central, qui reste fort étroit. Il est très rare d'observer dans la tigelle les deux cylindres avec la puissance qu'on leur connaît dans la tige. De toutes les modifications, l'élargissement du cylindre central dans des proportions convenables est certainement de beaucoup la plus difficile à obtenir. D'une façon générale, il se produit plus souvent dans les végétaux à grand diamètre que dans les autres. »

Mécanisme de la torsion et du dédoublement. — Donc, d'après les partisans de ces théories, le repoussement du faisceau ligneux se trouve produit par l'apparition d'une masse parenchymateuse qui se différencie entre le péricycle et le pôle ligneux. Cette masse parenchymateuse commence très atténuée par la base, puis augmente d'importance à mesure qu'on s'élève dans la tige, et les cotylédons repoussant de plus en plus les vaisseaux ligneux. Lorsque la *pression* contre le pôle ligneux devient assez forte, il se produit une rupture de continuité vers le milieu du faisceau; le parenchyme s'introduit entre les deux lames vasculaires rejoignant la masse parenchymateuse centrale. Ce rayon de parenchyme s'accroît quelque peu, séparant complètement les deux demi-faisceaux retournés.

§ 2. — Critique de la théorie de la torsion et du dédoublement.

A. — Les partisans de cette théorie ont affirmé que les faisceaux radiculaires en V, en Y, en I passant dans l'axe hypocotylé se séparent radialement en deux lames vasculaires dont chacune se retourne de 180° en arrivant dans les cotylédons, où elles sont orientées radialement encore, mais en sens contraire. Ils en ont conclu qu'il se produisait un dédoublement et une torsion dans le faisceau vasculaire en passant de la radicule dans le cotylédon par l'axe hypocotylé, qu'il y a identité complète entre le faisceau libéroligneux radiculaire et le faisceau cotylédonaire.

Mais quelle est la valeur des preuves apportées pour démontrer l'exactitude de la théorie? Les partisans de la torsion ont vu un faisceau à différenciation centripète dans la radicule. Plus haut, le faisceau qui semblait correspondre au précédent se trouvait être séparé en deux moitiés radialement, les vaisseaux les plus internes et en même temps les plus grands étant plus écartés les uns des autres que les vaisseaux voisins du péricycle. Plus haut encore, ils ont vu les vaisseaux les plus grands accolés radialement, et ils en ont conclu que le faisceau radiculaire se dédoublait radialement dans l'axe hypocotylé; chaque moitié se déplaçait pour sa partie primitivement interne du centre vers la périphérie et, pour sa partie péricyclique, de la circonférence vers le centre.

En énonçant ces conclusions, les partisans de la torsion ont fait une suite d'hypothèses qui présentent de la vraisemblance, mais restent cependant douteuses. Ils admettent que le faisceau rencontré dans la radicule, le faisceau rencontré plus haut dans l'axe hypocotylé, puis enfin dans le cotylédon sont en continuité absolue entre eux dans tous leurs éléments constitutifs, de telle sorte que, de quelque point de départ qu'on ait choisi, que ce soit la feuille pour descendre dans la radicule ou que ce soit de la radicule pour monter dans la feuille, on passe sans solution de continuité de la structure superposée à la structure alterne, ou réciproquement de la structure alterne à la structure superposée. D'où il faut conclure à l'identité d'âge au point de vue ontogénique entre les faisceaux alternes de la radicule et les faisceaux superposés du cotylédon. Les structures alterne intermédiaire et superposée ne représentent, d'après eux, que des modes d'arrangement en rapport avec les fonctions foliaires et radiculaires. De l'identité du faisceau admise par eux dans la radicule et les autres parties de la plantule découlent les deux autres conclusions relatives, l'une au dédoublement, l'autre à la torsion des deux parties dédoublées du faisceau radiculaire. Ils expliquent ces faits par une migration du pôle ligneux, de sa situation périphérique à une situation interne provoquée par le développement d'une masse parenchymateuse d'autant plus importante qu'elle gagne en hauteur dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

Or, ils n'ont pas prouvé que les vaisseaux libériens et les vaisseaux ligneux rencontrés à des hauteurs différentes dans les divers membres de la plantule sont bien les mêmes d'un bout à l'autre et ne sont pas, en réalité, des vaisseaux différenciés à ces hauteurs, suivant le parcours de la courbe que, d'après eux, décrit le faisceau réellement.

L'exposé de ces quelques objections montre l'état hypothétique des conclusions tirées par les tenants de la théorie de la torsion et du dédoublement ; ils n'ont pas prouvé, en effet, la continuité entre les premières formations vasculaires dans les cotylédons, l'axe hypocotylé et la radicule ; ils n'ont pas prouvé non plus que le pôle ligneux se déplace vraiment par repoussement des formations ligneuses et non par substitution d'un deuxième vaisseau ligneux au premier, puis d'un troisième au second, etc., à mesure qu'on s'élève en passant de la racine à la tige.

Là est le nœud même de la question ; pour faire cette preuve, il est nécessaire de prendre chaque vaisseau à l'une ou l'autre de ses extrémités et de le suivre jusqu'à l'extrémité opposée, alors que le nombre des vaisseaux différenciés est d'un, deux, trois ou quatre, pour se mettre à l'abri des erreurs qui ne manqueraient pas de se produire si l'on avait affaire à une masse. Or, ceci n'a pas été fait ; les coupes ont été prises à des niveaux très espacés les uns des autres et dans des plantules ayant des faisceaux libéro-ligneux trop compactes ; ainsi âgées, les premières formations vasculaires sont déjà en partie au moins disparues ; c'est évidemment une condition très défavorable à l'observation de l'ontogénie des faisceaux, à leur identification sur leur parcours.

Une courte analyse critique des deux notes de Gérard dont nous avons donné les points essentiels va nous le montrer.

Nigella damascena L. — Dans la racine de la plantule étudiée par Gérard, nous trouvons des faisceaux vasculaires pourvus d'une dizaine de vaisseaux, et des faisceaux libériens de même importance. Ceci nous met déjà en présence d'une plantule à un stade de développement relativement avancé. A cet état de croissance il y a déjà eu des disparitions vasculaires et, par conséquent, l'on ne peut avoir la certitude de décrire la façon dont se comportent les premiers vaisseaux libéro-ligneux dans leur trajet de la racine au cotylédon, étant donné qu'on peut avoir affaire de la sorte à des vaisseaux d'âge ontogénique différent, dont la continuité d'un bout à l'autre de la plantule n'est que le résultat d'une illusion provenant de ce que les coupes transversales discontinues, faites aux niveaux considérés, ne sont pas reliées entre elles par l'observation effective, mais seulement par une vue de l'esprit.

Donc déjà, quand bien même la description serait exacte, il serait impossible d'en faire état pour prouver absolument en faveur de la théorie de la torsion.

Le doute s'accentue encore sur la valeur de la description comme preuve, lorsque Gérard expose que : « A quelque distance des cotylédons... les faisceaux libériens ont augmenté le nombre de leurs éléments et se sont étalés le long de la couche rhizogène s'avançant vers les faisceaux vasculaires... » Nous sommes déjà en plein dans les formations secondaires au niveau considéré et, à ce moment du développement il y a un bon nombre de vaisseaux disparus, ainsi que nous avons pu nous en rendre compte après M. G. Chauveaud. D'ailleurs, dans une masse considérable de vaisseaux libériens et ligneux, la continuité de chaque vaisseau est impossible à suivre avec certitude.

« Lorsque l'axe se sépare en deux masses... le tissu conjonctif central pénètre au milieu des éléments des faisceaux vasculaires ; ceux-ci prennent l'aspect d'un V dont la pointe, tournée vers l'extérieur est formée par la trachée primitive... » Cette observation vient confirmer nos doutes précédents. Nous nous trouvons là en présence du fait de l'accélération basifuge démontré par M. G. Chauveaud. Les premiers vaisseaux ligneux ont disparu, tandis qu'à l'âge de la plantule étudiée des vaisseaux intermédiaires et superposés se sont différenciés, visibles sur une coupe transversale faite plus haut que les précédentes, donnant l'apparence d'une introduction de tissu conjonctif entre les vaisseaux ligneux groupés dans la radicule. En réalité, ce ne sont pas les mêmes, mais des vaisseaux plus récents.

Un fait à retenir, « la trachée primitive est ensuite repoussée vers l'intérieur par interposition de tissu conjonctif entre cette trachée et la péricambium ». Il existe en effet à ce niveau un tissu interposé entre le faisceau ligneux et le péricycle, mais il y a discussion sur son origine. M. G. Chauveaud affirme qu'il est essentiellement primitif, qu'il n'est autre chose que du tissu ligneux avorté. Les partisans de la torsion affirment qu'il est d'origine postérieure à la formation du faisceau ligneux et cause de la torsion ; nous verrons dans la suite ce qu'il faut en penser.

Veronica hederæfolia L. — Plantule encore beaucoup trop âgée pour suivre le sort fait aux faisceaux libéro-ligneux de la racine lorsqu'ils passent dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

« ... Deux centimètres au-dessus de la transformation des téguments... les faisceaux sont repoussés en bloc vers l'intérieur... un peu plus haut, la moelle, coupant ces faisceaux en V puis les séparant en deux masses... » Nous avons fait des coupes dans des plantules plus jeunes du *V. hederæfolia*, et nous pouvons affirmer que, seule, la disparition des premiers éléments formés peut donner l'illusion du dédoublement décrit, de même que l'apparition de nouveaux vaisseaux ligneux donne l'illusion d'une torsion aussi accentuée.

Les partisans de l'identité des faisceaux libériens et ligneux, de leur torsion et de leur dédoublement dans la racine, l'axe hypocotylé et les cotylédons n'ont donc pas apporté la preuve convaincante de leurs théories.

B. — A notre sentiment, nous ajouterons le poids des graves objections formulées par M. G. Chauveaud, tant celles contenues dans son ouvrage d'ensemble sur *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution* (1), que celles que nous avons pu recueillir oralement. Nous en donnerons le résumé condensé.

« Toutes les théories en présence, écrit-il, peuvent invoquer à leur appui un nombre plus ou moins grand de faits concordants; mais aucune d'elles ne puise dans l'ontogénie la confirmation décisive. » Les botanistes admettent, en effet, que l'évolution des végétaux a eu lieu à une époque géologique si reculée que tout vestige en est effacé dans les plantes actuelles. Cette opinion ne peut plus se soutenir, car : « L'ontogénie montre une succession de phases qui sont caractérisées chacune par une disposition différente des deux sortes d'éléments conducteurs. » Et ces phases se succèdent toujours dans le même ordre, la disposition superposée par exemple étant toujours postérieure chez les Phanérogames à la disposition alterne. « C'est là un fait qui se montre en désaccord complet avec les théories soutenues jusqu'ici... En effet, les partisans de la théorie des phytons regardent la disposition superposée de la feuille comme la disposition initiale et lui font succéder la disposition alterne de la racine, » alors que la marche inverse est suivie dans l'ontogénie. Il n'existe pas, comme l'affirment les phytonistes, « un type propre à la racine et un type différent propre à la tige, car l'appareil conducteur peut présenter dans l'une et dans l'autre des dispositions identiques, ainsi qu'on le constate en comparant par exemple une racine de *Cryptomeria* à une tige de *Sphenophyllum*... ».

---

(1) *Annales des sciences naturelles, Botanique,* 9e série, t. XIII, année 1911.

« En admettant l'identité du faisceau vasculaire alterne de la racine et du faisceau superposé de la tige, puis en expliquant leur inversion par un dédoublement suivi d'une rotation, on fait une triple hypothèse, qui doit être complètement abandonnée. En effet :

« 1° Il n'y a pas identité entre le faisceau superposé et le faisceau alterne, parce que le premier est formé de vaisseaux et d'éléments non vasculaires, tandis que le second est formé exclusivement de vaisseaux.

« 2° Le dédoublement n'a jamais lieu ;

« 3° La rotation ne se produit pas davantage.

« Enfin la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes non pas parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution. »

Une autre raison doit faire abandonner cette idée qu'il y a identité dans les faisceaux sur toute leur longueur. Les cellules se présentent à l'intérieur du cotylédon dans la disposition superposée, en ordre sérié indiquant nettement la présence d'éléments secondaires issus du recloisonnement d'une assise cambiale; or, le faisceau radiculaire ne contient que des formations primaires, donc le faisceau n'est pas identique dans la radicule et le cotylédon; le faisceau à disposition alterne n'est pas identique au faisceau à disposition superposée.

Il n'y a pas dans la racine de files cellulaires orientées d'un pôle ligneux au pôle libérien le plus proche, comme l'expose M. G. Bonnier; par conséquent sa théorie, imaginant le changement de direction plus ou moins centripète dans la racine en une direction plus ou moins centrifuge dans le cotylédon, ne peut pas avoir lieu.

La racine a une croissance provoquée par la présence d'initiales donnant par leurs cloisonnements des régions déterminées; le cotylédon a, au contraire, une croissance en masse, sans apparences d'initiales donnant des régions spéciales; par conséquent, le cotylédon et la racine n'ont pas même origine, même processus de formation et ne doivent pas être comparés. En outre, la racine montre un cylindre central bien délimité avec endoderme et péricycle nets. Les faisceaux cotylédonaires, foliaires et caulinaires ne présentent pas une telle précision par rapport aux tissus environnants et sont plus difficiles à séparer de ceux-ci. On n'a pas le droit de comparer le faisceau libéro-ligneux de la tige et de la feuille, d'une part, au faisceau libéro-ligneux radiculaire, d'autre part; il n'y a pas entre eux communauté de naissance et, par conséquent, pas d'identité. La rotation est donc une erreur absolue, puisque les vaisseaux superposés du faisceau cotylédonaire ne sont pas les vaisseaux alternes de la radicule occupant seulement, par rapport au liber, une position différente provenant de simples déplacements relatifs.

Quant à la prétendue identité entre les vaisseaux établie par leur identité morphologique, elle n'a pas de valeur.

Les premiers vaisseaux ligneux alternes de la racine comparés à ceux de la tige présentent les mêmes épaississements annelés, spiralés ; les uns et les autres sont souvent disposés en files radiales suivant l'ordre régulièrement croissant de leur diamètre. « Il y a là une similitude apparente, bien faite évidemment pour faire croire à des formations identiques. » Les premiers observateurs les ont regardés comme faisant partie de mêmes formations. Ceci s'explique, par le fait que les premiers vaisseaux sont sous la dépendance des mêmes conditions physiologiques. Mais ils ne sont pas de même âge, puisque leurs différences d'orientations montrent qu'ils appartiennent à des phases plus ou moins anciennes. « D'ailleurs, parmi les vaisseaux ainsi susceptibles d'acquérir des épaississements annelés et spiralés qui sont l'apanage des premiers vaisseaux, il en est qui ont une origine plus récente encore que les précédents. » Souvent on désigne sous le nom de protoxylème des vaisseaux superposés de la tige et de la feuille qui appartiennent même aux formations secondaires. Nous pouvons donc dire que des vaisseaux ayant même ornementation, même constitution et qui semblent en continuité sur des coupes transversales, ne sont pas en réalité identiques depuis la radicule jusqu'au cotylédon.

Ainsi M. G. Chauveaud repousse nettement toutes les conclusions ressortant des travaux nombreux antérieurs des botanistes. Pour ce qui concerne spécialement la théorie de la torsion et du dédoublement, non seulement il n'admet ni l'un ni l'autre, mais il n'admet pas non plus l'existence des pôles de différenciation dans la racine, dans la tige et encore bien moins dans les cotylédons, où le cordon cellulaire qui donne le faisceau libéro-ligneux superposé s'organise en masse.

Maintenant que nous avons vu comment M. G. Chauveaud remet entièrement en question la façon dont s'effectue le passage des faisceaux libéro-ligneux de la racine à la tige, nous allons examiner la manière dont il l'a lui-même solutionnée.

§ 3. — Théories des relais successifs.

A. Théorie. — L'intérêt tout particulier des travaux de M. G. Chauveaud réside en ce qu'ils portent sur des plantules dans lesquelles on ne trouve que des groupes très restreints de vaisseaux ligneux et libériens formant les faisceaux. Les plantules, de beaucoup plus jeunes que celles étudiées dans les mémoires et les thèses antérieurs, permettent une observation plus facile et partant plus exacte de la façon dont se comportent les vaisseaux dans le développement ontogénique.

De la quantité considérable d'observations qu'il a accumulées, M. G. Chauveaud a dégagé et systématisé, comme nous allons l'exposer, les résultats suivants. Hormis un petit nombre de groupes très particuliers, les plantes vasculaires présentent des dispositions des cellules vasculaires ligneuses et des tubes criblés, calquées sur un type général.

Ce type général comprend un certain nombre d'arrangements déterminés des éléments du bois et du liber l'un par rapport à l'autre. Ces diverses dispositions montrent un ordre constant d'apparition.

1° La position primitive par excellence des cellules vasculaires ligneuses relativement aux tubes criblés est celle où les éléments libériens forment une couronne circulaire autour du centre constitué par un certain nombre de cellules vasculaires ligneuses. La disposition centrique se trouve ainsi constituée (fig. 2);

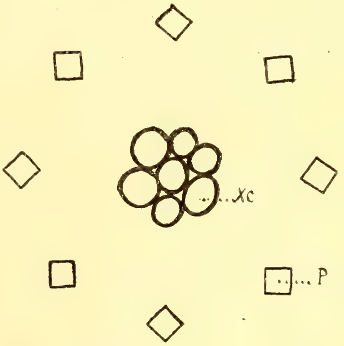


Fig. 2. — Disposition centrique. — *xc*, cellules vasculaires ligneuses centriques ; *p*, tubes criblés.

2° Dans la figure suivante, existe toujours une couronne d'éléments criblés; mais les vaisseaux n'occupent plus le centre de la circonférence. Ils s'en éloignent en groupes placés symétriquement par rapport à lui, réalisant ainsi la disposition excentrique (fig. 3);

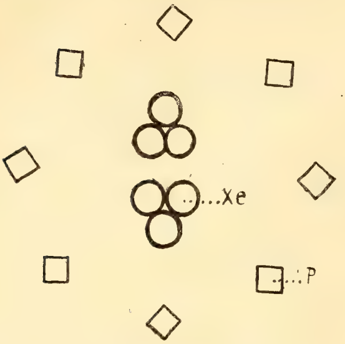


Fig. 3. — Disposition excentrique. — X*e*, cellules vasculaires ligneuses excentriques ; P, tubes criblés.

3° Dans un troisième dispositif, les tubes criblés se séparent, laissant les vaisseaux s'intercaler dans une alternance régulière avec eux. Dans ce cas on a une disposition alterne (fig. 4);

4° L'arrangement suivant montre des tubes criblés et des vaisseaux ayant une tendance marquée à se placer sur un même rayon, c'est la disposition intermédiaire (fig. 5);

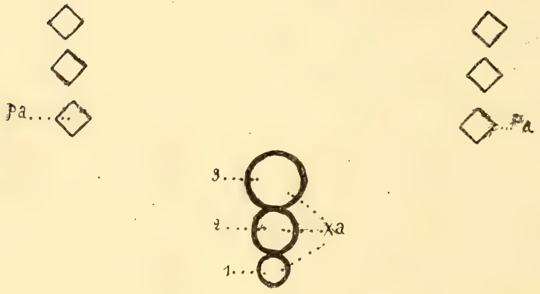


Fig. 4. — Disposition alterne. — X*a*, 1, 2, 3, cellules vasculaires ligneuses dans leur ordre de différenciation ; P*a*, tubes criblés.

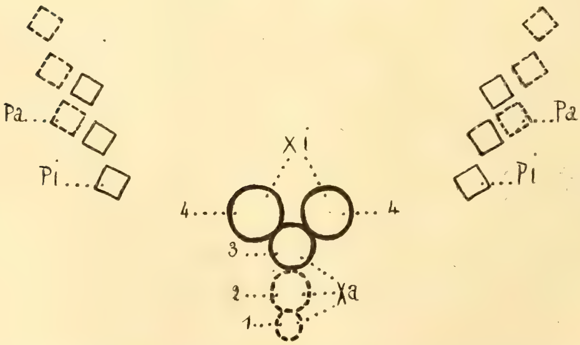


Fig. 5. — Disposition intermédiaire. — X*a*, 1, 2, 3, cellules vasculaires ligneuses alternes dans leur ordre de différenciation 1 et 2 en voie de disparition ; X*i*, 4, cellules vasculaires intermédiaires ; P*a*, tubes criblés alternes en voie de disparition ; P*i*, tubes criblés intermédiaires.

5° Les tubes criblés et les cellules vasculaires ligneuses se différencient de telle sorte, qu'à un groupe libérien de la couronne primitive correspond sur le même rayon un groupe ligneux ; on a alors la disposition superposée (fig. 6);

6° Enfin les cellules vasculaires ligneuses peuvent entourer les groupes libériens réalisant une dernière forme ; c'est la disposition périphérique.

Les phases : centrique, excentrique se montrent seulement chez les Cryptogames vasculaires pour se terminer par la phase alterne.

La phase alterne est, au contraire, initiale chez les Phanérogames, qui réalisent ensuite les dispositions : intermédiaire, superposée et, quelquefois, périphérique.

Les dispositions décrites ne sont pas des types différents de structure ; ce sont les phases diverses d'un même développement ; elles correspondent aux étapes successives de l'évolution dans le temps.

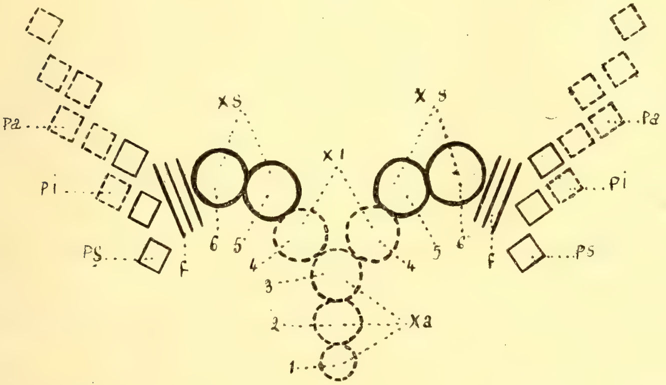


Fig. 6. — Disposition superposée. — *xa*, 1, 2, 3, cellules vasculaires ligneuses alternes dans leur ordre de différenciation en voie de disparition ; *xi*, 4, cellules vasculaires intermédiaires en voie de disparition ; *xs*, 5, 6, cellules vasculaires superposées ; *f*, formations secondaires ; P*a*, tubes criblés alternes en voie de disparition ; P*i*, tubes criblés intermédiaires en voie de disparition ; P*s*, tubes criblés superposés.

La disposition alterne a coïncidé probablement avec l'apparition de la racine ; elle est, en effet, caractéristique de toutes les racines. Elle est la phase finale du développement de la racine chez un grand nombre de Cryptogames vasculaires. Chez les Phanérogames, au contraire, elle est initiale.

Pendant le second cycle, l'évolution de l'appareil conducteur se poursuit dans un ordre si parfaitement établi qu'il n'y a pas d'exemple que l'ordre de succession soit renversé. Mais ces différentes phases du deuxième cycle se succèdent à un niveau déterminé sur des coupes transversales faites dans des plantules de plus en plus âgées ; tandis que les phases du premier cycle se succèdent à des niveaux différents.

Formations des différentes phases. — 1° Chez les Cryptogames vasculaires, on voit apparaître d'abord, à un niveau déterminé, une couronne de vaisseaux libériens espacés les uns des autres; puis se différencient ensuite : d'abord un vaisseau ligneux, puis plusieurs autres autour du premier et en contact avec lui, réalisant ainsi la disposition centrique (fig. 2).

A un autre niveau, les vaisseaux libériens et les vaisseaux ligneux, en continuité avec les premiers, se différencient pour le liber, comme précédemment, pour le bois en deux groupes séparés, mais à tendance centripète, formant la disposition excentrique (fig. 3).

A un dernier niveau, les vaisseaux libériens, toujours en continuité avec ceux du niveau précédent, se différencient en deux arcs séparés. Entre les deux arcs ainsi formés apparaissent des vaisseaux ligneux à progression centripète; dans cette figure, nous reconnaissons la disposition alterne (fig. 4).

2° Chez les Phanérogames, l'évolution ne s'arrête pas là; aux vaisseaux du bois et du liber, d'abord en alternance comme précédemment, s'ajoutent des deux côtés du dernier vaisseau ligneux franchement centripète, deux nouveaux vaisseaux auxquels d'autres viennent s'adjoindre des deux parts, donnant sur une coupe un Y dont les deux branches tendent à se recourber vers les groupes libériens. La disposition intermédiaire est réalisée, le liber différenciant lui aussi des éléments nouveaux en direction mi-centripète, mi-tangentielle, à partir du premier apparu vers l'emplacement de différenciation du premier vaisseau (fig. 5).

Puis le processus s'accentue, les branches de l'Y s'allongent, se courbent encore davantage, de telle sorte que les vaisseaux ligneux finissent par se différencier en direction nettement centrifuge et viennent se superposer au liber, qui a continué lui aussi sa différenciation toujours en même direction. La disposition superposée, la plupart du temps définitive chez les Phanérogames, est réalisée (fig. 6).

Enfin, chez un certain nombre de Monocotylédones, le processus est poussé encore plus loin, et les vaisseaux ligneux viennent entourer plus ou moins complètement les îlots libériens formant la disposition périphérique.

Le deuxième cycle peut être souvent plus ou moins incomplet :

1° Par arrêt de l'évolution : les phases suivant celle à laquelle l'évolution s'est arrêtée ne sont alors pas représentées;

2° Par accélération du développement : par un processus contraire au précédent, se produit une accélération qui réduit le second cycle. Les premières phases se trouvent peu ou pas représentées, à tel point même que, dans certaines Monocotylédones, le développement vasculaire commence à la phase périphérique.

La plupart des plantules présentent des exemples d'une accélération de plus en plus considérable lorsqu'on fait des coupes transversales à des niveaux successifs, en s'élevant dans l'axe hypocotylé. Il ne s'y produit donc ni dédoublement des vaisseaux ligneux ni rotation; il n'y a là qu'une apparence causée par la non-formation des premiers vaisseaux et l'apparition hâtive de vaisseaux nouveaux à disposition de plus en plus récente à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé.

La radicule présente la disposition alterne; celle-ci se continue dans la base de la tigelle jusqu'à une hauteur plus ou moins grande. Plus haut, les premiers tubes criblés ne sont plus représentés; il en est de même du premier vaisseau ligneux alterne. Les tubes criblés et les premiers vaisseaux intermédiaires se différencient en même temps.

A un niveau plus élevé, le processus se continue; les vaisseaux alternes cessent de se différencier ainsi que les premiers tubes criblés, pendant que de nouveaux vaisseaux et tubes criblés intermédiaires apparaissent. Enfin, à une hauteur plus grande encore, les vaisseaux et les tubes criblés intermédiaires ne se différencient plus, alors que se montrent les vaisseaux et tubes criblés superposés.

De cette façon, l'on passe de la disposition alterne dans la radicule à la disposition superposée dans la tige, en remontant dans l'axe hypocotylé, par la disposition intermédiaire.

3° Accélération par disparition d'éléments : le deuxième cycle peut paraître incomplet, par la disparition d'éléments primitivement représentés dans l'ontogénie de la plantule. Dans ce cas, la différenciation se fait dans l'ordre habituel, mais, arrivés à un certain état de différenciation, les vaisseaux alternes se résorbent dans leur ordre d'apparition; simultanément les vaisseaux intermédiaires apparaissent (fig. 5). La résorption continue, atteint les vaisseaux intermédiaires pendant que les vaisseaux superposés se différencient (fig. 6).

Les tubes criblés suivent la même marche dans leur résorption; d'abord les éléments alternes, puis intermédiaires, pendant que de nouveaux tubes criblés de phases plus jeunes se différencient.

Les conséquences de cette résorption sont visibles; elles sont les mêmes que celles de l'accélération du développement; elles peuvent d'ailleurs se combiner avec celles-ci, accentuant l'apparence de rotation et de dédoublement attribuée à tort aux faisceaux vasculaires.

Accélération basifuge du développement. — L'accélération, comme nous venons de la voir, est basifuge, c'est-à-dire qu'elle est de plus en plus grande à partir de la racine en s'élevant vers la tige. Les phases primitives se trouvent supprimées successivement, que ce soit par résorption, ou que ce soit par non-différenciation, qui n'est d'ailleurs que le cas limite de la résorption, en s'élevant à des niveaux successifs de la plantule, les vaisseaux ayant fini par cesser de se différencier au cours des âges comme inutiles. Elles se trouvent supprimées à partir de la première, à mesure qu'on s'éloigne de la racine, base de la plante, pour gagner la tige.

B. Faits. — A l'appui de la théorie que nous venons de présenter, nous exposerons le résumé de quelques notes extraites de l'importante collection de faits d'observation réunis dans *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution* (1).

I. *Faits actuels.* — 1° Cryptogames vasculaires :

Asplenium Klostchii Mettenius (p. 191). — La tige produit la première feuille et la première racine. Les premiers tubes criblés se différencient dans la portion basilaire de cette feuille, où ils se montrent inégalement espacés suivant un cercle assez régulier. Après, se différencie un premier vaisseau suivi de quelques autres situés à l'intérieur du cercle. La disposition dans la première feuille est donc concentrique; dans la première racine, elle est alterne. Elle comprend deux faisceaux vasculaires ligneux et deux faisceaux vasculaires libériens en alternance. De ces deux faisceaux libéroligneux un seul est relié à celui de la feuille par l'intermédiaire de la tige ; l'autre se rend dans le pied. Les deux dispositions : concentrique et alterne, sont reliées entre elles par des dispositions présentant dans la tige tous les intermédiaires. « Les tubes criblés et les vaisseaux se disposent de telle façon qu'on passe graduellement du type concentrique de la feuille au type alterne de la racine.

« L'autre moitié de l'appareil conducteur de la racine s'unit aux éléments conducteurs du pied, qui ont dans cette partie la disposition concentrique, les tubes criblés étant situés au pourtour d'une région centrale entièrement occupée par des vaisseaux courts et renflés. »

A l'aisselle de la première feuille existe un petit mamelon qui donne la deuxième feuille et la deuxième racine. Cette deuxième plantule a sensiblement la même structure que la première. Une moitié du système libéro-ligneux de la racine est raccordée avec celui de la feuille; l'autre est en continuité avec celui du pied.

A l'aisselle de la deuxième feuille se forme un nouveau mamelon qui donne la troisième feuille et la troisième racine. Puis l'apparition des nouvelles feuilles et des nouvelles racines se fait de plus en plus rapprochée de la précédente à la suivante.

---

(1) *Annales des Sc. Nat., Bot.*, 9e série, t. XIII, p. 113 à 436, 1911.

Psilotum triquetrum Swartz (p. 212). — Les coupes faites en remontant à partir de la base de la tige montrent le passage progressif de la structure concentrique à la structure alterne, avec transition ménagée par la disposition excentrique.

Nous voyons, par ces deux exemples, le passage de la disposition centrique à la disposition alterne, non pas à un niveau déterminé, mais sur une suite de coupes faites à des hauteurs successives différentes.

Dans le premier exemple, le passage se fait de haut en bas; dans le deuxième, de bas en haut.

2° Phanérogames :

Beta vulgaris L. (p. 197). — Des coupes faites dans une plantule d'un centimètre montrent deux faisceaux vasculaires alternes dans la radicule continués dans l'axe hypocotylé et les cotylédons. En passant dans l'axe hypocotylé, ils se réfléchissent, mais restent toujours dans le même plan vertical. « Ainsi, les deux faisceaux vasculaires primitifs ne se divisent pas et ne subissent aucun mouvement de rotation. »

Les deux faisceaux criblés de la radicule passent aussi dans l'hypocotyle jusqu'à une certaine hauteur, où ils se scindent en deux demi-faisceaux criblés qui s'écartent l'un de l'autre et se réfléchissent, l'un vers le cotylédon de gauche, l'autre vers celui de droite. De sorte que, faisant des coupes dans l'axe hypocotylé et la base des cotylédons, celles-ci montrent un faisceau ligneux alterne accompagné de deux demi-faisceaux criblés.

A cet état il n'y a encore aucun faisceau caulinaire, par conséquent les faisceaux cotylédonaires n'en proviennent pas. Les faisceaux caulinaires apparaîtront plus tard dans l'espace laissé libre par l'écartement des demi-faisceaux criblés.

Suivons le développement dans des plantules de plus en plus âgées. Des vaisseaux se différencient de façon centripète restant alternes; puis des vaisseaux intermédiaires apparaisent à la suite; enfin se montrent les vaisseaux superposés, et les cloisonnements secondaires se forment entre les derniers vaisseaux et les tubes criblés.

Dans une plantule déjà relativement âgée, de nouveaux vaisseaux superposés se différencient; pendant ce temps, les premiers vaisseaux alternes commencent à se résorber. Plus tard il n'en reste plus trace.

La différenciation des éléments conducteurs est de plus en plus tardive en descendant des cotylédons vers la radicule.

« Ainsi, dans notre plantule, les vaisseaux alternes ont disparu à la partie supérieure de l'axe hypocotylé comme dans les cotylédons, et les vaisseaux superposés sont différenciés. Mais, un peu plus bas, les derniers vaisseaux alternes subsistent encore, et les premiers vaisseaux superposés ne sont pas différenciés ; plus bas encore, presque tous les vaisseaux alternes subsistent, et il y a seulement quelques vaisseaux intermédiaires en voie de différenciation. Enfin, dans la radicule, il n'y a pas encore de vaisseaux intermédiaires différenciés; la phase primitive est seule représentée. »

Par cet exemple, on voit nettement, à un niveau déterminé ou à des niveaux de plus en plus élevés dans la plantule, la succession des phases : alterne, intermédiaire et superposée. Il montre bien aussi comment le cycle se trouve devenir incomplet par résorption de vaisseaux; enfin il explique clairement comment on a pu croire à l'identité du faisceau alterne de la radicule et du faisceau superposé du cotylédon, à son dédoublement et à sa rotation en passant de la racine aux cotylédons par l'axe hypocotylé. Les phases alterne et intermédiaire étant supprimées dans le cotylédon, alors que plus bas la phase intermédiaire existe et que le passage de l'une à l'autre se fait insensiblement, on peut se faire facilement illusion et croire à la continuité ; de même plus bas encore on passe insensiblement au faisceau unique et alterne, et l'on peut croire qu'il y a, en remontant vers le cotylédon : 1° dédoublement; 2° rotation.

Mercurialis annua L. — La radicule du *Mercurialis annua* présente d'abord deux faisceaux libériens et deux faisceaux ligneux en alternance.

Les deux faisceaux criblés sont formés d'un nombre très restreint de tubes criblés allant de la radicule vers le sommet des cotylédons. On voit les deux faisceaux libériens se scinder en deux demi-faisceaux qui s'écartent de plus en plus l'un de l'autre dans l'axe hypocotylé.

Chaque faisceau ligneux radiculaire se continue directement dans l'axe hypocotylé dans le même plan diamétral, depuis la radicule jusque dans les cotylédons; mais, à mesure qu'on s'élève, il semble se rapprocher davantage du centre par rapport aux tubes criblés. Dans l'hypocotyle, les vaisseaux d'un faisceau ligneux sont ordinairement en un groupe ramassé au lieu d'être en file radiale. Dans les cotylédons, à la base, les faisceaux et les tubes criblés sont toujours en alternance. « Il y a donc continuité complète pour le faisceau vasculaire depuis la radicule jusqu'au cotylédon, et l'on ne peut parler ni de dédoublement ni de rotation. Par conséquent, on ne peut davantage parler de passage d'une disposition à une autre, puisque la disposition du faisceau vasculaire est, jusqu'ici, partout alterne. » Pour expliquer la radicule, il suffirait aux partisans de la théorie des phytons « de supposer que les deux groupes criblés de chaque côté se sont réunis en un seul ».

Plus haut, dans le cotylédon, les deux faisceaux libériens se rapprochent l'un de l'autre de plus en plus, à mesure qu'on s'éloigne de la base, de sorte qu'à partir d'un certain niveau ils se fusionnent sur la ligne médiane. « Mais le fusionnement de ces deux groupes criblés en un seul n'est pas du tout comparable au fusionnement qui vient d'être supposé pour expliquer la radicule, car les deux parties du faisceau cotylédonaire correspondent chacune à un faisceau différent de la radicule. »

Les premiers vaisseaux qui se différencient à cette hauteur sont superposés au liber, et leur apparition se fait de façon centrifuge.

En suivant la plantule depuis la radicule jusqu'à l'extrémité du cotylédon, on a donc passé de la disposition alterne à la disposition superposée.

Si maintenant on suit la différenciation cribro-vasculaire : dans l'axe hypocotylé, dans la base des cotylédons et dans les cotylédons, sur des coupes faites à un niveau déterminé dans des plantules de plus en plus âgées, on voit se succéder dans l'axe hypocotylé et la base du cotylédon les structures : alterne, intermédiaire et superposée, plus rapidement dans la base du cotylédon que dans l'axe hypocotylé. Dans le cotylédon, la superposition apparaît dès le commencement de la différenciation.

Ainsi « par les progrès du développement, on est donc passé de la disposition alterne à la disposition superposée. C'est-à-dire que, sans déplacement dans le cotylédon comme dans l'hypocotyle, le même passage s'effectue de la même manière et correspond non pas à la rotation et au dédoublement des faisceaux vasculaires, mais à la succession des phases différentes du développement qui se produisent toujours dans le même ordre ».

Dans ces faits se trouvent contenu un exemple frappant d'accélération basifuge.

II. *Faits paléontologiques.* — Chez les végétaux primitifs, l'accélération basifuge était nulle. Dans ces plantules, les phases alterne, intermédiaire et superposée, se succédaient régulièrement dans la tige pendant les formations primaires et à toutes les hauteurs. Par exemple, dans *Poroxylon Edwarsii*, étudié par Bertrand et Renault, on distingue nettement, sous les formations secondaires, les vaisseaux primaires apparus en différenciation centripète tout d'abord, suivis par des vaisseaux de position intermédiaire, pour arriver, en fin de compte, au bois secondaire, qui fait suite à la différenciation centripète.

Sphenophyllum plurifoliatum Williamson et Scott (p. 243). — D'après MM. Williamson et Scott, suit le même processus. On voit, sur toute la longueur de la tige, l'existence des dispositions alterne, intermédiaire, superposée.

Dans un cas comme dans l'autre, il est un fait que non seulement les diverses dipositions successives existaient, mais en outre qu'elles se conservaient pendant toute la durée de la tige.

C. CONCLUSIONS. — Les quelques faits actuels et paléontologiques que nous venons d'exposer prouvent, suivant M. Chauveaud, que :

1° L'appareil conducteur des plantes vasculaires présente dans son évolution ontogénique des phases : centrique, excentrique, alterne, intermédiaire et superposée;

2° La structure secondaire est la continuation de la phase superposée ;

3° Ces diverses dispositions doivent être considérées comme les états successifs d'un même type d'appareil conducteur ;

4° Il n'y a pas identité entre le faisceau superposé du cotylédon et le faisceau alterne de la radicule chez les Phanérogames. Il n'y a par conséquent ni dédoublement ni torsion;

5° Il y a identité entre le faisceau concentrique de la feuille et le faisceau alterne de la racine chez les Fougères;

6° Il y a accélération de l'évolution de la structure du faisceau libéro-ligneux à mesure qu'on s'élève de la racine dans la tige chez les Phanérogames. Cette accélération est donc basifuge.

Ces conclusions, sur lesquelles M. G. Chauveaud base ses objections, remettent en question toutes les théories antérieures et en apportent une nouvelle, basée sur les faits nouveaux non observés jusqu'à lui. Il faut bien constater que, si toutes les objections ne prouvent pas absolument contre ces théories, quelques-unes semblent décisives dans l'état actuel des observations publiées. Elles sont cependant susceptibles, *a priori*, de quelques critiques que nous allons exposer immédiatement, nous réservant d'examiner, aprés nos observations personnelles, ce que nous pensons devoir en conserver ou rejeter.

§ 4. — Critique de la théorie des relais successifs.

A. En général (p. 433). — « La disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes, non point parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution. » S'il était prouvé par des observations que, là où la phase superposée apparaît sans être précédée par les phases intermédiaire et alterne, ce fait provient de la non-différenciation des vaisseaux constituant les phases alterne et intermédiaire, il faudrait bien admettre que la disposition superposée de la tige et du cotylédon appartient à une des dernières phases de l'évolution ontogénique du faisceau de la plantule. Or, il se peut parfaitement que la phase superposée, postérieure aux deux autres dans l'ontogénie de la radicule, représente dans la tige identiquement la disposition alterne de la racine. C'est-à-dire que des vaisseaux d'âge identique phylogéniquement et ontogéniquement parlant présentent dans la racine la disposition alterne, dans la tige ou le cotylédon la disposition superposée. M. G. Chauveaud établit un lien nécessaire entre l'âge du vaisseau et l'âge de la disposition dans laquelle il rentre; pour lui, un vaisseau alterne est inévitablement plus âgé qu'un vaisseau superposé. Or, ce lien n'apparaît nullement nécessaire entre l'âge du vaisseau et l'âge de la disposition. Une file vasculaire d'âge défini peut très bien faire partie, dans le cours de sa longueur, de dispositions différentes. Rien ne s'oppose, au moins *a priori*, à ce qu'il en soit ainsi.

Si nous nous plaçons au point de vue phylogénique, il semble certain que la disposition alterne est plus ancienne que la disposition superposée. Elle représente actuellement la phase jeune de l'évolution chez les Phanérogames. Les coupes faites dans les tiges du *Sphenophyllum* et du *Poroxylon* viennent à l'appui de cette affirmation. Elle a précédé la disposition superposée dans la tige et s'est successivement abaissée vers la racine pour finir par s'y localiser presque entièrement. Est-ce à dire que la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution? Phylogéniquement, il semble qu'on doive répondre par l'affirmation; mais, si nous considérons les choses au point de vue ontogénique, les deux dispositions envisagées ne sont peut-être différentes (devenues telles) que parce qu'elles appartiennent, en effet, l'une à la tige, l'autre à la radicule, bien que la disposition superposée soit l'aboutissant actuel de la disposition alterne primitive. Celle-ci s'est trouvée peut-être modifiée dans la tige par des nécessités physiologiques, sans qu'il y ait eu pour cela des disparitions de vaisseaux par suppression absolue au cours des périodes géologiques.

S'il n'est pas prouvé que « la disposition alterne de la racine et la disposition superposée de la tige sont différentes non point parce qu'elles appartiennent à deux membres différents, mais parce qu'elles ne correspondent pas à la même phase de l'évolution », il ne semble pas davantage prouvé que « quand une partie de plante présente l'une de ces dispositions (concentrique, excentrique, alterne, intermédiaire, superposée), on en peut conclure si elle a une origine antérieure ou non à une autre partie de la même plante qui possède une disposition différente » (p. 166).

Cette affirmation dépasse de beaucoup les faits observés. On peut conclure de ceux-ci qu'une partie considérée de la plante présente un système libéro-ligneux plus ou moins évolué, pas davantage.

Chez les Phanérogames, la racine présente la disposition la plus ancienne relativement aux autres parties de la plante; en conclure qu'elle est différenciée avant la tige et les feuilles serait invraisemblable. D'ailleurs, M. G. Chauveaud nous apprend que la disposition alterne s'est trouvée réalisée simultanément aux temps géologiques dans l'évolution ontogénique de la feuille, de la tige et de la racine des Phanérogames. Cette disposition, conservée encore à l'époque actuelle dans la racine, s'est trouvée modifiée dans la feuille puis dans la tige. Il s'ensuit que la feuille a évolué plus vite que la tige et la tige plus vite que la racine. Ceci ne prouvant rien pour l'ancienneté de l'un de ces membres de plante relativement aux autres. De plus, si nous interrogeons l'ontogénie des Cryptogames vasculaires, nous voyons, chez la Fougère par exemple, que la feuille possède une structure vasculaire plus ancienne que la tige et la tige une disposition plus ancienne que la racine. Il faudrait donc conclure l'inverse de ce que nous admettrions chez les Phanérogames. Ceci n'a rien en soi de contradictoire de façon absolue, mais est au moins bien invraisemblable, d'autant plus qu'on peut croire que les Phanérogames dérivent des Filicinées par l'intermédiaire des Ptéridospermées.

Autre différence de conception du même genre entre les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires. M. G. Chauveaud admet chez ceux-ci l'identité des faisceaux libériens et ligneux dans la feuille ou le pied, la tige ou la racine. Ceci nous semble d'ailleurs exact *a priori*. Il admet par conséquent l'identité, non pas phylogénique, mais ontogénique, des faisceaux dans les dispositions : centrique, excentrique et alterne, qui phylogéniquement sont de plus en plus jeunes. Chez les Phanérogames, il nie l'identité ontogénique du faisceau, en général superposé dans le cotylédon, intermédiaire dans l'axe hypocotyle, alterne dans la radicule, et cela parce qu'on passe de l'un à l'autre sur une coupe faite dans la radicule après une résorption graduelle dans l'ordre d'apparition des vaisseaux accompagnée d'une différenciation simultanée des vaisseaux nouveaux donnant les dispositions plus jeunes. Mais il ne s'ensuit pas nécessairement qu'il en soit ainsi aux niveaux successifs ; on peut fort bien concevoir un changement de disposition dû, à ces niveaux, à une tout autre cause que la résorption ou la non-différenciation des vaisseaux. L'hypothèse faite n'est d'ailleurs pas sans fondement, mais elle dépasse évidemment l'observation. La différence d'opinion de M. G. Chauveaud vis-à-vis des Phanérogames comparées aux Cryptogames vasculaires peut s'expliquer par le fait de l'existence de formations secondaires chez les premières, formations presque toujours nulles chez les Cryptogames vasculaires. Mais le fait de l'existence de formations secondaires n'implique nullement que les formations primaires sont nécessairement disparues. Il ne faut pas voir non plus des formations secondaires partout où l'on trouve des cellules en série. Les séries cellulaires reliant dans la racine un pôle ligneux à un pôle libérien, séries très nettes dans certaines plantes, alors qu'il n'y a encore qu'un ou deux vaisseaux différenciés par pôle libérien ou ligneux, ne doivent pas être considérées comme une structure secondaire. Si des séries semblables existent dans l'axe hypocotylé ou le cotylédon, il en sera de même, l'on ne devra pas y voir une zone combiale et, par conséquent, des formations secondaires. Bien mieux même, l'existence de formations secondaires dans un faisceau libéro-ligneux n'implique pas non plus qu'il n'y a pas identité au moins partielle entre les vaisseaux de ce faisceau et les vaisseaux d'un faisceau dépourvu de formations secondaires. Si, en effet, le massif parenchymateux, dont l'apparition cause par sa pression la migration du pôle ligneux radiculaire vers l'intérieur du cylindre central dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, d'après les partisans de la torsion, existe réellement, il a une origine secondaire, ce qui n'empêche pas le reste du faisceau libéro-ligneux d'avoir une origine primaire incontestable.

Quant au dédoublement, on ne peut pas affirmer non plus absolument qu'il n'existe jamais, dans les cas attribués à la non-différenciation des vaisseaux, pour cette raison que la pression du massif parenchymateux peut suffire à causer une rupture s'il est assez développé.

Il n'est pas certain non plus qu'on doive admettre sans réserve une résorption véritable des premiers vaisseaux ligneux ou libériens. L'affirmation semble encore dépasser légèrement l'observation. On peut expliquer la disparition apparente par une dispersion des fragments vasculaires sur une considérable étendue en longueur, accompagnée d'une compression entre les tissus adjacents telle que les fragments dispersés et écrasés laissent seulement des traces si fugitives qu'ils sont pratiquement invisibles. S'il en est ainsi, la non-formation ne doit peut-être plus être admise, puisqu'elle n'est que le cas limite de disparition. Il reste cependant vrai que la dislocation vasculaire a été dans de nombreux cas une cause d'erreurs dans les observations des partisans de la torsion et du dédoublement.

Enfin, d'après M. G. Chauveaud, le faisceau libéro-ligneux cotylédonaire n'est pas identique au faisceau qui lui fait suite dans la radicule, parce que la racine doit son origine au recloisonnement d'une initiale, tandis que le cotylédon croît par recloisonnement d'un massif cellulaire.

Il est, en effet, vrai que le cotylédon s'accroît par une division cellulaire en masse, c'est-à-dire par croissance intercalaire. La racine, au contraire, présente une initiale. Mais cette initiale donne un parenchyme cellulaire qui, lui aussi, se recloisonne considérablement, et c'est dans cette masse cellulaire, qui subit aussi une croissance postérieure intercalaire, que se différencient les cordons procambiaux qui donneront le bois et le liber. De même ils se différencient dans les cotylédons aux dépens d'un méristème primitif, et il est absolument impossible de voir une différence entre celui du cotylédon, de l'axe hypocotylé et de la radicule; on passe de celui-là à celle-ci sans qu'on puisse apercevoir le plus léger changement anatomique qui permette de dire où commence le cylindre central de la radicule, où finit le cylindre central de l'axe hypocotylé, et pourtant l'axe hypocotylé a une origine identique à celle des cotylédons et différant entièrement, par conséquent, de celle de la racine.

A l'extrémité de la racine, la distinction en écorce endoderme et cylindre central ne signifie pas grand'chose ; on voit des files de cellules divergeant à partir d'un groupe, mais toutes semblables entre elles, et ce n'est que plus haut, là où a lieu la multiplication cellulaire intense, que les régions distinctes se différencient. Il faut donc admettre anatomiquement l'identité du faisceau cotylédonaire et de celui de l'axe hypocotylé au moins, et de celui de la radicule qui lui fait suite.

B. Critique de quelques descriptions. — Pour appuyer nos objections, nous allons faire l'analyse critique de deux notes prises dans le travail d'ensemble sur *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires*.

1° **Triglochin palustre** L. (p. 171). — La racine montre deux faisceaux ligneux alternes avec deux faisceaux libériens. Le faisceau vasculaire alterne passe dans le cotylédon. Dans la moitié supérieure seulement du cotylédon, le faisceau devient superposé, et M. G. Chauveaud explique le changement de disposition ainsi : « Les vaisseaux externes, c'est-à-dire ceux qui correspondent aux premiers vaisseaux de la radicule, disparaissent; puis les suivants disparaissent un peu plus haut, de telle façon que, vers l'extrémité du cotylédon, le faisceau vasculaire de la racine n'est plus représenté que par un seul vaisseau alterne situé profondément, tandis que de nouveaux vaisseaux se différencient de part et d'autre de ce dernier, réalisant finalement la disposition superposée. »

Mais de ce qu'on voit s'enfoncer les vaisseaux vers le centre du cylindre central lorsqu'on s'élève de la radicule dans le cotylédon ; de ce qu'une sorte de vide vasculaire s'élargit entre le péricycle et le vaisseau le plus proche au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la radicule pour se rapprocher de l'extrémité du cotylédon, s'ensuit-il nécessairement qu'il y a eu disparition d'éléments? Ne peut-on pas reconnaître dans le vaisseau cotylédonaire éloigné du péricycle la continuation du premier vaisseau alterne de la radicule?

Pour pouvoir affirmer cette cessation de différenciation, il faudrait la prendre sur le fait, car, si l'on suppose le premier vaisseau alterne de la radicule s'enfonçant graduellement dans les tissus à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité du cotylédon, des coupes faites à différentes hauteurs présenteront exactement l'aspect de celles que nous citons ici qui ne prouvent rien, ni pour, ni contre la continuité du premier vaisseau dans la radicule et le cotylédon. Cet exemple laisse dans le doute sur les questions à résoudre.

2° **Mercurialis annua** L. (p. 215). — L'auteur constate que, dans l'hypocotyle, les vaisseaux qui font suite à ceux de la radicule ne sont pas ordinairement disposés en file radiale, comme cela a lieu plus bas; mais il ne se demande pas quelle peut être la cause de ce groupement condensé des vaisseaux. Ne serait-il pas dû au tissu parenchymateux signalé par les partisans de la torsion? N'apparaît-il pas réellement entre le péricycle et le pôle ligneux qu'il repousse, comprimant la file radiale de vaisseaux ligneux qui fait ainsi accordéon ? N'y aurait-il pas là au moins une présomption en faveur de la théorie de la torsion? Le premier vaisseau ligneux, repoussé vers l'intérieur du cylindre central, ferait pression sur les suivants, qui auraient alors tendance à déborder de part et d'autre du premier vaisseau ligneux.

Il observe ensuite que les vaisseaux apparaissent de plus en plus rapprochés du centre par rapport aux tubes criblés, et il conclut en disant : « Il y a donc continuité complète pour le faisceau vasculaire depuis la radicule jusqu'au cotylédon, et l'on ne peut parler ni de dédoublement, ni de rotation, par conséquent on ne peut pas davantage parler de passage d'une disposition à une autre, puisque la disposition du faisceau vasculaire est jusqu'à présent alterne. » De ces conclusions on peut retenir une chose, c'est qu'en effet, à un état très jeune de la plantule, il n'y a pas de dédoublement dans le *Mercurialis annua*, mais il ne s'ensuit pas qu'il n'y a pas une torsion plus ou moins accentuée des vaisseaux radiculaires autour du premier ou du groupe des premiers vaisseaux différenciés formant charnière.

Plus haut les tubes criblés se rapprochent de la ligne médiane qu'ils occupent bientôt, de telle sorte qu'à partir de ce niveau la disposition superposée est seule représentée.

A ce même niveau les vaisseaux se différencient de façon centrifuge. Les observations citées ne démontrent nullement que ces vaisseaux ligneux et ces vaisseaux libériens ne sont pas seulement le prolongement des vaisseaux libériens ou ligneux, qui, plus bas, sont en alternance entre eux.

Sur des plantules plus âgées du *Mercurialis annua*, il montre que l'illusion du dédoublement signalée par les auteurs précédents est due seulement à la résorption graduelle des éléments primitifs en longueur à partir des cotylédons en descendant vers la radicule, de telle sorte que cette résorption de plus en plus avancée à des niveaux de plus en plus élevés donne l'apparence d'un dédoublement progressivement accentué, lorsqu'on monte vers les cotylédons. A un niveau déterminé, on passe de même de la disposition alterne à la disposition superposée avec le même dédoublement, qui, dans ce cas, se fait sur place. Voici la conclusion : « Sans déplacement dans le cotylédon comme dans l'hypocotyle, le même passage s'effectue de la même manière et correspond non point à la rotation et au dédoublement des faisceaux vasculaires, mais à la succession des phases différentes du développement. »

Dans la partie supérieure du cotylédon, avant toute résorption, la disposition superposée apparaît seule sans qu'il y ait trace de phase alterne, et l'auteur l'explique par la « suppression virtuelle » des vaisseaux ; les phases qui correspondent à leur formation sont supprimées par accélération. Là, nous entrons dans le domaine de l'hypothèse; l'observation ne donne pas cette non-formation des vaisseaux et, si la résorption des premiers vaisseaux est nettement démontrée parce qu'on peut en suivre pas à pas les progrès, il n'en est plus de même pour la disparition virtuelle qui, elle, ne peut être un objet d'observation.

En résumé, les travaux de M. G. Chauveaud apportent la preuve que, dans un très grand nombre de cas, il n'existe certainement aucune espèce de dédoublement.

Mais nous ne croyons pas que ses observations le mettent en droit de nier formellement toute sorte de torsion du faisceau libéro-ligneux, lorsqu'il passe de la racine dans la tige hypocotylée et les cotylédons. Le problème reste en suspens de même, par conséquent, que la question de l'identité totale, partielle ou nulle du faisceau libéro-ligneux dans la racine, la tige et le cotylédon.

§ 5. — Conclusions générales de la critique des deux théories exposées.

La critique des deux théories exposées dans la première partie de ce travail montre qu'elles laissent l'une et l'autre en suspens les questions suivantes :

1° Y a-t-il identité des premiers vaisseaux foliaire et radiculaire, quelle que soit la disposition à laquelle ils appartiennent dans l'un ou l'autre de ces membres de la plante ?

2° Par conséquent y a-t-il identité entre les faisceaux foliaires et radiculaires, identité totale ou partielle seulement ?

3° N'y a-t-il jamais de dédoublement des faisceaux passant de la radicule dans l'axe hypocotylé et dans le cotylédon?

4° Y a-t-il torsion plus ou moins accentuée des faisceaux libéro-ligneux dans le cours de leur passage de la racine à la tige?

5° Quelle est la nature de la masse parenchymateuse interposée entre le pôle ligneux et le péricycle ? Quelle en est l'origine? Provient-elle secondairement du péricycle qui se recloisonne, ou bien fait-elle partie primitivement du faisceau ligneux représentant la partie qui ne s'est pas différenciée en vaisseaux ?

Nous essayerons, au cours de notre travail, de résoudre ces questions, et nous verrons même s'il ne s'en présente pas de nouvelles méritant une solution.

§ 6. — Défauts techniques.

Mais, avant toute chose, il serait bon de voir si l'incertitude que nous constatons au sujet de ces questions restées en suspens malgré de nombreuses et remarquables observations ne provient pas des objets mêmes de l'observation, de la méthode technique employée dans leur préparation.

Nous avons déjà vu dans la critique de la théorie du dédoublement et de la rotation faite par M. G. Chauveaud la principale cause des erreurs et des incertitudes de cette théorie ; ses partisans ont fait des coupes dans des plantules trop âgées. Une autre cause d'erreur s'ajoute à celle-ci et se trouve être commune, d'ailleurs, aux partisans de la torsion et à M. G. Chauveaud, bien qu'à un moindre degré. Les uns et les autres se sont contentés de faire des coupes aux différents niveaux, à la main, sans continuité véritable. De ce fait il est bien évident que, dans une longueur de 1, 2 ou 3 millimètres, ils ne peuvent faire un nombre suffisant de coupes pour avoir la certitude de ne laisser passer aucun fait important pour la continuité ou la discontinuité dans un vaisseau ligneux ou un vaisseau libérien, si les changements se font sur des longueurs de 4 à 5 μ. Pour avoir cette certitude de ne laisser passer rien, il faudrait être capable de faire à la main des séries en continuité absolue de cinq à six cents coupes sur une longueur de 2 millimètres, chose matériellement impossible.

Or M. G. Chauveaud lui-même n'a fait de coupes qu'à la main; les séries qu'il a ainsi obtenues sont nécessairement peu continues; entre deux coupes considérées comme successives, des faits importants peuvent avoir lieu qui passent inévitablement inaperçus, étant donnée, surtout pour certains niveaux, la rapidité avec laquelle se produit une variation capitale à quelques μ de distance.

Ces coupes à la main ne rendent guère possible que l'étude de séries de plantes examinées au même niveau à des stades différents de germination; mais il est impossible d'obtenir assez de coupes successives dans la base des cotylédons et l'axe hypocotylé d'une plantule pour avoir la suite absolue des faits dans le parcours du faisceau cotylédonaire, axial et radiculaire. De sorte que M. G. Chauveaud ayant constaté, sur des séries de coupes à un niveau déterminé dans des plantules de plus en plus âgées, que l'on pouvait paralléliser les phases par où passe l'évolution du faisceau libéroligneux à ce niveau avec la description des différentes transformations qu'exposent les partisans de la torsion et du dédoublement dans le passage de la radicule au cotylédon, en a conclu que le processus décrit aboutissant au même résultat devait être considéré comme identique à celui suivi par l'ontogénie à un niveau déterminé.

Il n'y a là qu'une hypothèse et non un fait; si les résultats sont semblables, les procédés employés par la nature pour y aboutir ne sont pas nécessairement les mêmes. Il peut n'y avoir là qu'un des nombreux phénomènes de convergence souvent constatés dans les organes des êtres vivants, qui s'adaptent de différentes manières à une fonction semblable sous la pression de circonstances analogues.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES FAITS OBSERVÉS

Première partie : *Technique employée.* — Lorsque nous avons commencé nos recherches, nous nous sommes trouvé arrêté tout aussitôt par la question de la technique à employer. Nous voulions, en effet, avoir la série complète des coupes de nos échantillons pour suivre sans erreur possible les transformations graduelles du système libéro-ligneux dans la radicule, les cotylédons. Cette manière de procéder a pour elle l'avantage de fournir la preuve absolue des faits que nous pourrons avancer, puisqu'elle ne laisse rien au hasard de la discontinuité des faits observés. Mais un obstacle se présentait dès l'abord ; les cotylédons, la radicule et la tigelle à l'état extrêmement jeune auquel nous voulions les couper sont tellement bourrés de substances de réserve qu'ils forment un amas granuleux dans lequel il est totalement impossible de reconnaître la conformation anatomique. Il nous fallait de toute nécessité passer les coupes à l'eau de Javel pour les débarrasser de leur contenu cellulaire. Là commencèrent des difficultés qui nous parurent pendant un moment insurmontables. C'est que, comme le dit très bien Brandza dans sa thèse sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères, « l'usage de l'hypochlorite de calcium rend impossible l'emploi des rubans de paraffine lorsqu'ils sont collés sur lame ». D'un autre côté, la méthode combinée des microplynes de M. G. Chauveaud avec celle des inclusions ordinaires ne pouvait pas non plus nous satisfaire ; voulant avoir des séries complètes et en ordre exact, nous aurions été obligé de passer un temps très long pour faire la préparation d'une germination de 1 à 10 millimètres, comprenant des centaines de coupes, et encore à supposer que nous eussions pu réussir sans accident leur lavage, la plupart étant presque invisibles à l'œil nu, tant elles sont délicates.

Pendant les six premiers mois, nous avons perdu un temps considérable grâce à la méthode de collage des coupes par l'albumine glycérinée enseignée dans tous les manuels de technique de préparations microscopiques en série après inclusion. Ce système de fixage sur les lames ne vaut absolument rien; il est en effet impossible de débarrasser les coupes de leur contenu cellulaire par lavage à l'hypochlorite sans que presque toutes se décollent. Et, si l'on réussit à les conserver en partie, c'est aux dépens de la netteté, parce que le lavage n'a pas pu être poussé assez loin.

Un ami travaillant au laboratoire M. Royole nous enseigna fort à propos une technique beaucoup plus simple, plus expéditive et surtout donnant des sujets d'étude d'une propreté et d'une netteté remarquables.

Ce procédé consiste à coller les rubans de paraffine à l'eau légèrement gélatinée additionnée d'une faible quantité de bichromate de potassium et d'un ou deux cristaux de thymol.

Pour préparer l'eau gélatinée, on laisse se dissoudre à froid des feuilles de gélatine dans de l'eau distillée. Il suffit de deux ou trois feuilles dans un litre d'eau; au bout de deux jours, la dissolution est assez avancée pour qu'on puisse l'utiliser.

On porte les rubans sur la lame; on les range au moyen d'une aiguille, et l'on introduit une goutte d'eau entre la lame et les rubans; ceux-ci s'étalent en partie d'eux-mêmes. On déplisse sur la platine chauffante ; l'excès d'eau gélatinée est éliminé en renversant, puis on fait évaporer pendant quelques heures à une chaleur que la pratique seule peut indiquer.

Il faut prendre garde, lorsqu'on étale les coupes sur la platine chauffante, de ne pas dépasser de beaucoup le degré de fusion de la paraffine. Une chaleur trop vive fait littéralement éclater les coupes; elle les pulvérise, les rend totalement inutilisables. Il est nécessaire aussi d'exposer toute la portion de la lame recouverte par les coupes à une chaleur bien égale, car il arrive, lorsqu'on ne prend pas cette précaution, que certaines coupes dans une série sont mal déplissées, difficiles ou même impossibles à étudier, alors qu'au contraire d'autres coupes étalées trop violemment sont déchirées et rompent la continuité de la série, détruisant ainsi tout l'avantage de ce mode de préparation.

Lorsque les coupes sont étalées, il faut encore faire attention pendant qu'on fait sécher l'eau où se trouve en dissolution légère la gélatine. Il faut laisser sécher à feu très doux, au-dessous du point de fusion de la paraffine, parce qu'alors les membranes cellulaires du cylindre central semblent se gélifier, s'affaisser sur elles-mêmes et se brouillent à tel point que l'étude en devient très difficile.

En un mot, il faut, dans toutes les opérations, se garder attentivement d'exagérer la chaleur. Mais, d'un autre côté, pour pouvoir laver à l'hypochlorite sans décoller les coupes, il est nécessaire que la gélatine soit absolument sèche. Le mieux serait, après avoir enlevé l'excès d'eau par une évaporation lente au feu, de mettre à sécher pendant plusieurs jours à la température ordinaire. Ce ne sera jamais trop sec.

Puis on traite par le xylol, les alcools, l'eau de Javel, l'eau acétique. Les coupes sont très rarement décollées et en petit nombre.

Enfin on colore. Toutes nos colorations de coupes ont été faites au brun de Bismarck, qui donne des vaisseaux et des tubes criblés très nets.

La coloration faite, les coupes sur les lames sont déshydratées en passant par la série des alcools : 25°, 50°, 70°, 80° 90°, 95°, par exemple, enfin par le xylol, et on les monte dans le Baume du Canada. Elles sont prêtes pour l'étude.

Pour la germination des graines, voici la façon dont nous avons préparé le matériel destiné à nous les procurer aux divers stades de développement.

Nous nous sommes servi de verres dans lesquels nous avons mis de la sciure de bois jusqu'aux deux tiers environ de la hauteur; sur la sciure imprégnée d'eau nous avons ajouté une couche de coton épaisse d'environ un demi-centimètre après l'avoir pressée, aplatie au moyen d'un pilon plan, obtenant ainsi une surface bien régulière sur laquelle nous avons fait les semis. De la sorte il est facile de se rendre compte exactement de l'état de germination. En outre, il est facile de débarrasser la radicule des bribes de coton qui peuvent adhérer aux poils absorbants.

Nous avons recouvert les germinations de disques de verre pour éviter l'évaporation trop rapide de l'eau imprégnant la sciure de bois et le coton.

Puis nous avons prélevé des plantules à divers états de germination que nous avons déshydratées par l'alcool et le xylol.

Ensuite nous avons fait les inclusions dans de la paraffine à 45° et 50°. Dans des godets de verre, nous avons fait un mélange de paraffine à 45° et de xylol dans lequel nous avons mis les germinations pendant un jour; nous avons placé ces godets fermés dans l'étuve à une température de 50° e 60° au plus; puis une demi-journée, nous avons laissé évaporer le xylol dans les godets ouverts et toujours à l'étuve, changé le mélange pour de la paraffine pure à 45°, puis après un jour à l'étuve pour de la paraffine à 50°. Enfin nous avons préparé les blocs au moyen des équerres à paraffine, sur des plaques de verre, orientant les plantules dans le sens convenable avec une aiguille; ceci fait, nous avons fait refroidir dans l'eau puis taillé les blocs pour isoler les plantules, et nous avons fait les rubans de paraffine au microtome au $\frac{0^{m},001.}{300}$

Deuxième partie : *Faits observés.* — Dans cette partie du second chapitre de notre travail, nous comptons avant tout présenter des faits, écartant toute interprétation de façon à conserver à ces faits leur caractère de vérité observée sans qu'aucune contestation soit possible à leur sujet.

Pour obtenir ce résultat, nous laisserons parler, si nous pouvons nous exprimer de la sorte, les observations que nous avons faites en reproduisant des séries de coupes dessinées à la chambre claire, nous contentant d'accompagner ces dessins de légendes explicatives développées. Dans ce but nous indiquerons le numéro de la série de l'échantillon coupé et le numéro de la lame correspondant au dessin, de telle façon qu'il soit aussi facile que possible de se reporter aux coupes elles-mêmes si un doute pouvait être émis.

Dans le troisième chapitre, après cette exposition sèche des faits observés, nous donnerons alors les interprétations que nous pensons devoir en tirer.

Nous passerons en revue cinq espèces du genre *Veronica*, que nous avons étudiées plus à fond; puis nous verrons quelques espèces de différentes familles pour comparer les faits dans les unes et les autres.

§ 1. — **Veronica Beccabunga** L.

Nous possédons de cette espèce des séries de coupes à un état très jeune, tant dans le sens transversal que dans le sens longitudinal.

Série n° I. — Coupes transversales dans une graine à peine germée ; lame n° 2.

Coupe 1 (fig. 7). — La coupe 1, faite dans la radicule, est dans un état de différenciation très peu avancé ; elle ne présente que deux tubes criblés situés chacun à l'une des extrémités d'un diamètre passant par le plan de séparation des deux cotylédons. Le bois ne présente pas encore trace de différenciation.

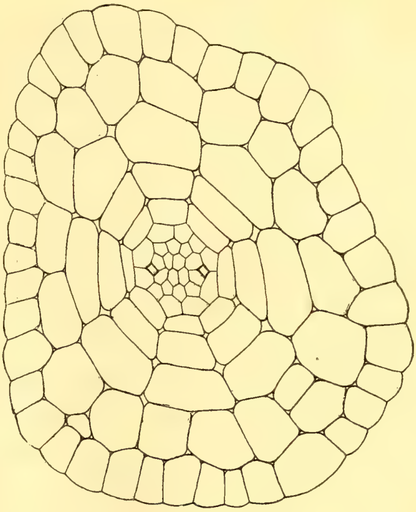


Fig. 7. — *Veronica Beccabunga.* — Coupe transversale de la radicule. — Chaque pôle libérien présente un seul tube criblé différencié (Série n° I).

Coupe 2 (fig. 8). — Dans l'axe hypocotylé, au niveau où commence à apparaître l'indication de la base des cotylédons, les deux premières cellules vasculaires ligneuses sont différenciées et séparées du péricycle par un recloisonnement de celui-ci. Les deux tubes criblés ne sont plus aux extrémités du diamètre dont nous avons parlé dans la coupe 1, ils sont situés, l'un au-dessus, l'autre au-dessous, à droite et à gauche de la figure. Le premier, que nous suivons sur les coupes du cotylédon supérieur, dans les figures ultérieures, n'est séparé de la cellule vasculaire ligneuse que par une cellule parenchymateuse dans le faisceau libéroligneux auquel appartiennent ces deux éléments.

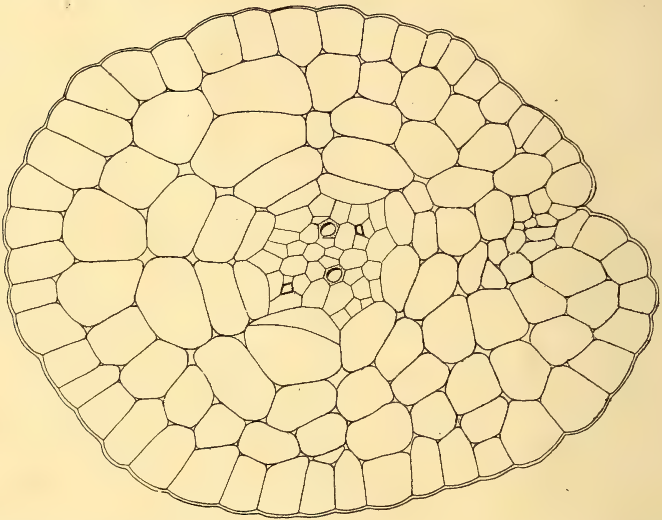


Fig. 8. — *Veronica Beccabunga.* — Coupe transversale dans la partie supérieure de l'axe hypocotylé. Deux cellules vasculaires ligneuses sont différenciées, une à chaque pôle ligneux. Le tube criblé de droite se déplace vers le haut, celui de gauche vers le bas (Série n° I).

Coupe 3 (fig. 9). — Cette coupe, faite tout à fait en haut de l'axe hypocotylé et déjà même faisant partie de la base du cotylédon, présente une disposition nettement intermédiaire. On y voit deux cellules vasculaires ligneuses et un tube criblé. La première cellule vasculaire ligneuse, continuation de celle des coupes 2 et 1, se trouve séparée du péricycle seulement par deux petites cellules provenant d'une grande cellule de cette assise qui vient de se diviser par la production d'une cloison tangentielle. A droite de la première cellule vasculaire ligneuse apparaît une deuxième cellule vasculaire ligneuse qui, plus haut, continuera le vaisseau lorsque la première se terminera.

Le tube criblé est directement accolé au péricycle; il est situé un peu à droite par rapport à la cellule vasculaire ligneuse placée à peu près au centre du bord interne du demi-cylindre central. Il est séparé de la cellule vasculaire ligneuse par trois cellules en série oblique de gauche à droite. Constatons qu'entre la cellule vasculaire ligneuse et le tube criblé il y a eu des cloisonnements. Au lieu d'une cellule parenchymateuse, nous en trouvons plusieurs.

Sur ces premières coupes, la disposition est nettement alterne puis intermédiaire; elle est en outre asymétrique; le liber n'est, en effet, représenté que par le vaisseau libérien de droite.

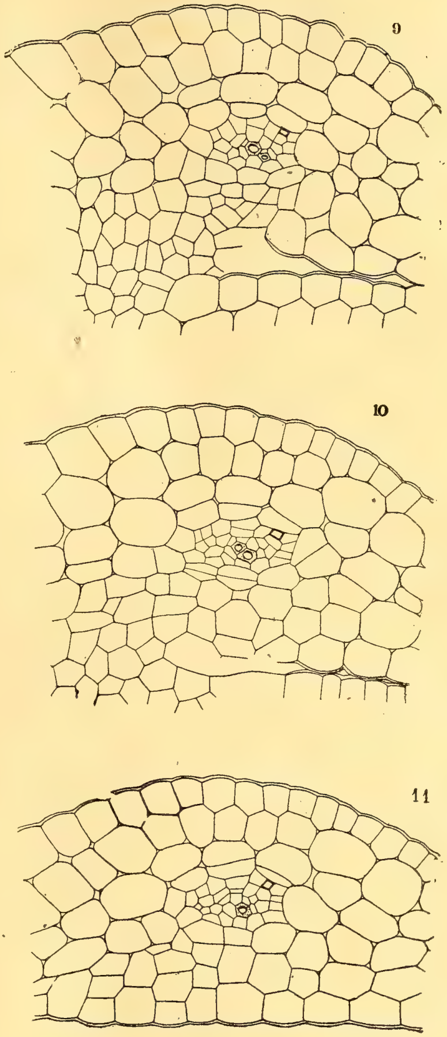


Fig. 9 à 11. — *Veronica Beccabunga.* — Coupes transversales dans le cotylédon supérieur de la figure 8. — Fig. 9 et 10. Au niveau de la séparation des cotylédons. — Fig. 11. Audessus de la séparation des cotylédons. — Une deuxième cellule vasculaire ligneuse apparaît à droite et en bas de celle représentée dans la figure 8. Le tube criblé se déplace de plus en plus vers le haut, la cellule vasculaire ligneuse vers le bas, l'un tendant à se superposer à l'autre (Série n° I).

Coupe 4 (fig. 10). — Elle montre un demi-cylindre central plus grand que dans la coupe précédente et plus étiré transversalement; le massif cellulaire y est plus considérable. Les cellules se sont cloisonnées, divisées, mais de telle sorte qu'il est facile de se rendre compte des différents sens de ce cloisonnement et de voir de quelles cellules mères sont nées les cellules filles.

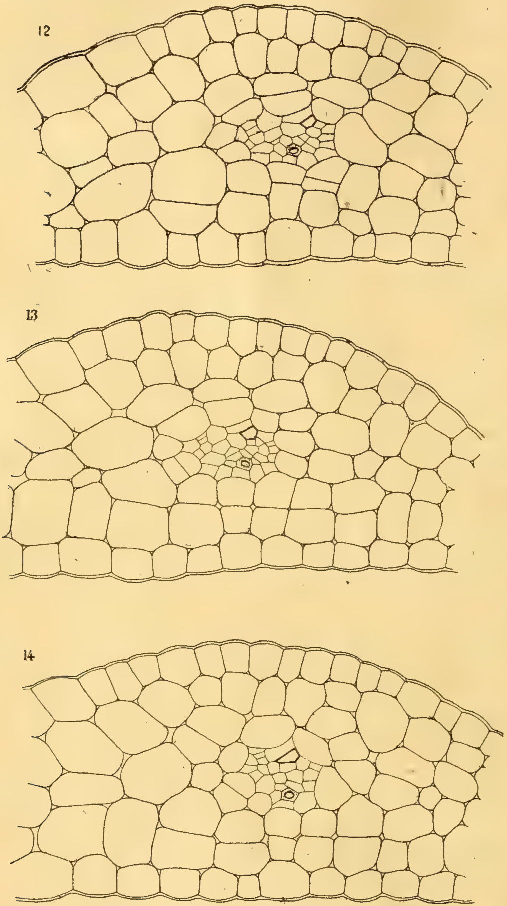


Fig. 12 à 14. — *Veronica Beccabunga.* — Coupes transversales dans le cotylédon supérieur de la figure 8 et à des niveaux de plus en plus élevés, montrant le passage graduel du tube criblé et de la cellule vasculaire ligneuse à la disposition superposée (Série n° I).

Le vaisseau ligneux, dans cette quatrième coupe, est repoussé plus loin vers le bord interne du demi-cylindre central du cotylédon, par l'apparition d'une nouvelle cloison tangentielle dans la cellule adjacente formée par le premier cloisonnement que nous avons indiqué dans la coupe 1.

Le liber est accolé à la même grande cellule que plus haut. Il est séparé du vaisseau ligneux par les mêmes cellules que dans la coupe 3, dont une s'est divisée. Le vaisseau libérien se rapproche un peu, de droite à gauche, du plan radial perpendiculaire au plan de séparation des cotylédons.

Les autres cellules du parenchyme se sont accrues et plus ou moins divisées, mais en laissant voir le même plan général de disposition que dans la coupe 1.

Coupe 5 (fig. 11). — Cette coupe présente peu de changements relativement à la précédente; cependant la cellule vasculaire ligneuse continuant la précédente est seule représentée. Les files cellulaires parenchymateuses s'infléchissent davantage, et le tube criblé gagne légèrement vers sa position définitive.

Coupe 6 (fig. 12). — Les files cellulaires continuent leur mouvement; le demi-cylindre central se resserre légèrement dans le sens tangentiel.

Coupe 7 (fig. 13). — La disposition signalée dans les coupes précédentes s'est accentuée; le liber est presque superposé au bois.

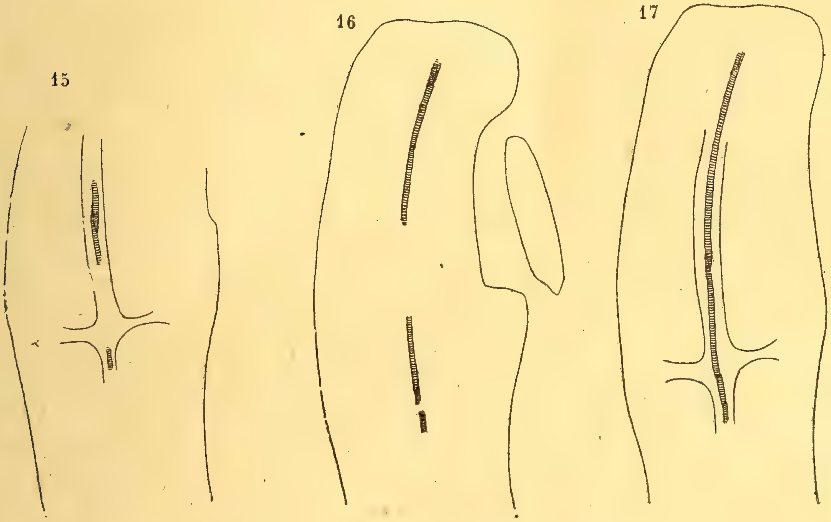


Fig. 15 à 17. — *Veronica Beccabunga.* — Coupes longitudinales suivant un plan parallèle au plan de séparation des cotylédons et passant par le seul vaisseau ligneux différencié. — La figure 17 résultant de la superposition des figures 15 et 16 (Série nº III)

Coupe 8 (fig. 14). — La superposition est réalisée dans cette coupe située à un niveau supérieur de quelques dizaines de μ à la précédente, et le cylindre central s'est réduit considérablement dans le sens tangentiel; au contraire il s'est dilaté quelque peu dans le sens radial.

Série nº III. — Coupes longitudinales dans des plans parallèles au plan de contact des cotylédons.

Dans ces deux coupes (fig. 15 et 16), le cylindre central a été coupé presque suivant son axe longitudinal. Le vaisseau ligneux unique s'y trouve compris tout entier; les celules vasculaires ligneuses dont il est formé se présentent en une file continue depuis l'extrémité du cotylédon jusque dans l'axe hypocotylé.

Nous pouvons constater sur une troisième figure (fig. 17) constituée par la superposition de figures 15 et 16 :

a. Que toutes les cellules vasculaires ligneuses sont comprises presque rigoureusement dans un même plan ;

b. Que ces cellules peuvent avoir des longueurs très différentes ;

c. Que le vaisseau ligneux forme un tout, nettement défini, sans interruption d'aucune sorte.

Série n° IV. — Coupes longitudinales dans un plan perpendiculaire à celui du contact des cotylédons.

Dans cette série de coupes longitudinales non figurées, on voit un vaisseau criblé partant de l'extrémité de la radicule pour aboutir à l'extrémité des cotylédons, et cela dans chacune des deux moitiés du cylindre central successivement.

Par un hasard heureux, les coupes ont été faites un peu obliquement par rapport au plan de séparation des cotylédons et relativement à leur plan transversal, de telle sorte qu'elles progressent, en montrant dans le premier demi-cylindre central des plans atteignant les parties de plus en plus rapprochées de la radicule et que, dans l'axe hypocotylé, l'une d'elles peut passer par la courbure d'un vaisseau libérien. Puis les coupes atteignent le demi-cylindre central du deuxième cotylédon, montrant la répétition de ce qui se passe dans le premier, mais moins nettement.

Cette série de coupes longitudinales permet de voir l'unité du premier vaisseau libérien d'une extrémité à l'autre de la plantule; les articles ou tubes criblés dont il est formé ne présentent entre eux aucune solution de continuité; ils constituent un tout complet, nettement délimité.

Coupe seule figurée dans la série IV (fig. 18). — Elle présente un intérêt tout particulier; elle montre dans l'axe hypocotylé et la base du cotylédon la suite très régulière des cellules constituant le vaisseau criblé à l'endroit où il oblique pour passer du plan de séparation des cotylédons, où il se trouvait pendant son trajet dans la racine, dans le plan qui leur est perpendiculaire et les coupe chacun en deux moitiés égales.

Un fait à remarquer en outre, c'est le passage de la file cellulaire située du côté interne du vaisseau libérien sous ce vaisseau au moment où il arrive dans le haut de l'axe hypocotylé.

Cette dernière figure vient encore fortifier, confirmer les observations faites plus haut.

A remarquer: dans la première série décrite de coupes dans *Veronica Beccabunga*, nous pouvons constater : 1° que le péricycle et l'endoderme ne possèdent pas nettement les caractères anatomiques exposés dans les traités. Ce n'est qu'à un état déjà avancé du développement de la plantule qu'ils deviennent bien nets.

Le cylindre central se trouve assez bien délimité par les grandes cellules qui le bordent et forment l'endoderme. Le péricycle est constitué par les cellules qui le doublent du côté interne.

2° L'axe hypocotylé présente une dilatation de son cylindre central par rapport à celui de la radicule; chacune de ses deux moitiés pénétrant dans les cotylédons a une tendance à se contracter dans le sens tangentiel et à s'allonger radialement.

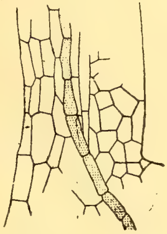


Fig. 18. — *Veronica Beccabunga.* — Coupe longitudinale de la base d'un cotylédon, dans le plan perpendiculaire à celui du contact des deux cotylédons et passant par la courbure du vaisseau libérien, seul différencié. Des files de cellules non différenciées, d'abord parallèles au vaisseau en haut de la figure, passent au-dessous dans le bas du cotylédon (Série n° IV).

§ 2. — Veronica hederæfolia L.

Série n° VI. — Lame n° 3. — Coupes transversales. Cette série montre le processus de formation du dédoublement des faisceaux ligneux décrit de façon générale par les botanistes lorsqu'on passe de la racine à la tige.

Coupe 1 (fig. 19). — Dans la radicule : le pôle ligneux est en voie de disparition.

Coupe 2 (fig. 20). — Dans l'axe hypocotylé : le pôle ligneux

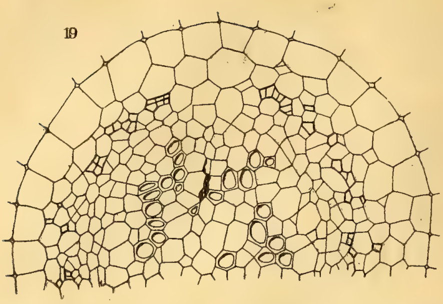


Fig. 19. — *Veronica hederæfolia.* — Coupe transversale dans la radicule. — Au milieu de la figure, le pôle ligneux est en voie de dislocation; la zone cambiale commence à paraître (Série n° VI).

n'est plus qu'une lacune contenant les débris des cellules vasculaires ligneuses. Les files cellulaires partant du pôle ligneux divergent de plus en plus lorsqu'on les prend les unes après les autres, en commençant par les plus inférieures, qui forment un angle très ouvert tourné vers le centre de la radicule, alors que les files, plus haut sur la figure, divergent dans le sens opposé. Des cellules vasculaires ligneuses se sont différenciées aux dépens de presque toutes ces rangées cellulaires. Le massif cellulaire compris entre le pôle ligneux et le péricycle est bien développé.

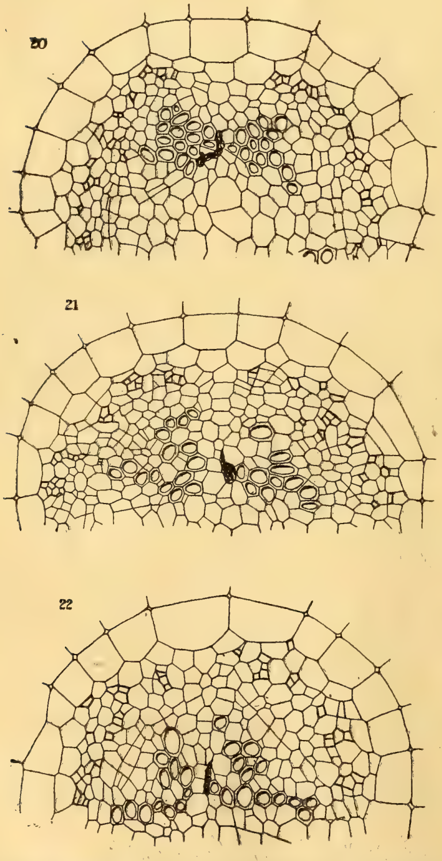


Fig. 20 à 22. — *Veronica hederæfolia.* — Coupes transversales dans l'axe hypocotylé à des niveaux de plus en plus élevés montrant la dislocation du pôle ligneux et l'indication d'une zone cambiale (Série n° VI).

Lame 4. — Coupe 3 (fig. 21). — Dans l'axe hypocotylé. Cette coupe montre nettement deux faisceaux ligneux avec, entre eux, au milieu et en bas, une lacune de débris vasculaires. Les deux rangées inférieures de cellules vasculaires ligneuses formées aux dépens de la file de cellules placée le plus bas divergent au point qu'elles sont sur une droite. Les autres cellules vasculaires ligneuses sont des dépendances des files supérieures, dont les plus élevées proviennent du massif parenchymateux en coin. Les deux faisceaux libériens se sont presque rejoints par-dessus le massif en coin.

Coupe 4 (fig. 22). — Dans l'axe hypocotylé, à la séparation des cotylédons. Le pôle ligneux est de plus en plus enfoncé vers la partie inférieure de la figure.

Coupe 5 (fig. 23). — Dans le pétiole du cotylédon ; montre une légère tendance des files inférieures à l'incurvation.

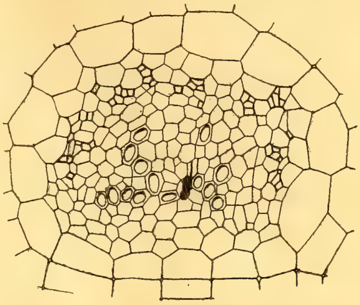


Fig. 23. — *Veronica hederæfolia.* — Coupe transversale dans le pétiole du cotylédon. Le pôle ligneux est en voie de dislocation (Série n° VI).

§ 3. — Veronica arvensis L.

Séries de coupes longitudinales.

Série I. — Coupe 1 (fig. 24). — Cette coupe passe exactement dans l'axe du faisceau libéro-ligneux de gauche du cylindre central (les faisceaux droit et gauche étant déterminés d'après leur situation à droite ou à gauche sur la figure).

Nous voyons sur cette coupe un seul vaisseau ligneux partant de l'axe hypocotylé et se rendant presque dans l'extrémité du cotylédon, qui n'est pas figurée dans le dessin. Le vaisseau ligneux, dans l'axe hypocotylé, est appuyé presque immédiatement contre le péricycle. A mesure qu'on se déplace de l'axe hypocotylé vers le cotylédon, on le voit s'enfoncer graduellement dans le parenchyme du demi-cylindre central ; dans le cotylédon, il se trouve accolé à son bord interne sans qu'on puisse dire qu'il y a discontinuité dans la file cellulaire dont il est formé. Remarquons aussi que le biseau par lequel se terminent les cellules vasculaires ligneuses est tantôt à droite ou à gauche indifféremment, confirmation de ce qu'on n'a qu'une seule et unique file cellulaire différenciée en organe vasculaire.

Dans l'axe hypocotylé et la base du cotylédon, il semble qu'il n'y a qu'une cellule vasculaire ligneuse partant du bord externe du cylindre central dans l'axe hypocotylé pour venir s'accoler plus haut sur le bord interne du demi-cylindre central dans la base du cotylédon. Cependant il ne serait pas impossible qu'il y eût une cloison à hauteur du milieu. Quoi qu'il en soit, la continuité est absolue, à tel point qu'il est difficile d'affirmer s'il y a une ou deux cellules vasculaires ligneuses. En tout cas, chacune d'elles effectuerait la moitié du parcours oblique.

Le faisceau droit n'a pas été coupé exactement suivant son axe, de sorte que, sur cette coupe, la partie inférieure de la portion externe du cylindre central est seule représentée dans la figure.

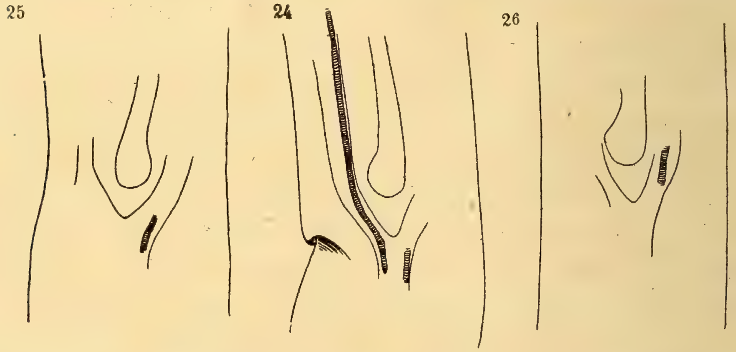


Fig. 24 à 26. — *Veronica arvensis.* — Coupes longitudinales passant par le plan perpendiculaire à celui du contact des cotylédons. Dans chaque cotylédon un seul vaisseau ligneux est différencié. La coupe 24 comprend celui de gauche tout entier (Série n° I).

Coupe 2 (fig. 25). — Le faisceau gauche n'est plus représenté que par du parenchyme sans intérêt.

Le faisceau droit montre la continuité du vaisseau ligneux, dont on trouve l'extrémité inférieure dans la coupe 1. Elle comprend la terminaison supérieure de la première cellule vasculaire ligneuse avec un biseau à droite, c'est-à-dire en sens contraire du déplacement apparent du vaisseau ligneux. La deuxième cellule vasculaire ligneuse montre sa partie inférieure, le biseau étant à gauche, adjacent à celui de la précédente cellule.

Coupe 3 (fig. 26). — Elle montre la continuation du vaisseau ligneux droit. La cellule vasculaire ligneuse, qui a son extrémité inférieure dans la coupe 2, se termine brièvement dans cette figure par un biseau à gauche, et une troisième cellule vasculaire ligneuse présente son extrémité inférieure seulement. Cette cellule vasculaire ligneuse est déjà située presque contre le bord interne du demi-cylindre central du cotylédon.

Les trois coupes, en ce qui concerne le vaisseau ligneux du faisceau droit, présentent donc une reproduction de ce qui se passe dans le cotylédon gauche.

Série n° II. — Cette série de coupes longitudinales a été faite dans une plantule plus âgée que celle de la série n° I. Elle montre un groupe de plusieurs vaisseaux ligneux dans chaque faisceau dont les premiers donnent déjà des signes de dégénérescence. Leurs spires sont, en effet, plus ou moins allongées, étirées suivant les endroits considérés par la croissance de la plantule. Cette circonstance offre d'ailleurs l'avantage de permettre de les suivre plus facilement, puisque ainsi ils se distinguent bien les uns des autres. Les premiers différenciés ont leurs spires relâchées, les derniers l'ont serrées.

Nous ne considérons que le faisceau de droite dans son parcours à travers la radicule, l'axe hypocotylé et le cotylédon, les coupes passant plus exactement par son axe que par celui de l'autre faisceau.

Coupe 1 (non figurée). — Le faisceau ligneux radiculaire dans cette coupe ne comprend que deux vaisseaux ligneux dont le plus externe est appuyé presque sur le péricycle. Ce premier vaisseau ligneux est étiré longitudinalement, et de ce fait ses spires se trouvent disjointes.

Contre ce premier vaisseau ligneux, un second est accolé en direction centripète. Il ne présente aucune trace d'étirement.

Coupe 2. — Cette coupe étant déchirée, nous passons immédiatement à la suivante.

Coupe 3 (fig. 27). — Dans cette coupe, nous retrouvons le premier vaisseau ligneux étiré. Il montre déjà une tendance à s'éloigner du bord du cylindre central pour gagner la profondeur.

Le vaisseau ligneux 2, en partie recouvert dans l'extrémité inférieure de la portion de faisceau représentée sur cette figure, l'est entièrement dans l'extrémité supérieure.

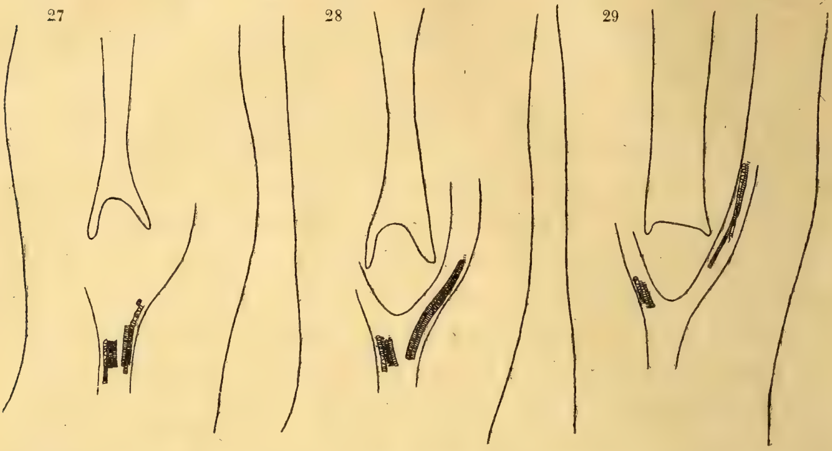


Fig. 27 à 29. — *Veronica arvensis.* — Coupes longitudinales passant par le plan perpendiculaire à celui du contact des cotylédons dans une plantule plus âgée que la précédente. Le faisceau ligneux de droite est seul considéré. Il montre le passage graduel du premier vaisseau différencié sur les suivantes. Il est externe dans la radicule et interne dans le cotylédon (Série n° II).

Le vaisseau ligneux 2 et le vaisseau 3 n'ont pas été coupés exactement suivant leur axe, en sorte qu'ils ont une solution de continuité.

Le vaisseau ligneux 3 est accolé au 2 en direction centripète.

Coupe 4 (fig. 28). — Dans cette coupe, nous nous trouvons dans l'axe hypocotylé : le vaisseau ligneux 1 étiré couvre entièrement le vaisseau ligneux 2 et tend à passer quand on s'élève vers le cotylédon à gauche du 2.

Le vaisseau ligneux 2 tend à passer sur le vaisseau 3, qu'on ne voit plus qu'en partie dans l'extrémité supérieure du faisceau représenté sur la figure.

Coupe 5 (fig. 29). — Dans la portion supérieure de l'axe hypocotylé et dans la base du cotylédon. Le vaisseau ligneux 1 est encore plus étiré que dans les coupes antérieures; il passe franchement sur les deux autres vaisseaux ligneux et vient s'appliquer presque immédiatement contre le bord interne du demi-cylindre central. Le vaisseau ligneux 2 passe sous le vaisseau 1 et, dans la portion supérieure représentée du faisceau, se trouve appliqué contre le vaisseau ligneux 1, mais en direction centrifuge. Le vaisseau 3 est engagé sous les deux autres dans sa portion supérieure et se termine là.

Remarque. — Non seulement le vaisseau ligneux 1 s'enfonce dans les tissus lorsque l'œil se déplace de la radicule vers l'axe hypocotylé et le cotylédon en passant sur les vaisseaux plus jeunes, mais encore la progression centripète de la différenciation de tous les vaisseaux ligneux du faisceau tend à devenir de plus en plus centrifuge, à partir du pôle ligneux pour les vaisseaux ligneux de plus en plus jeunes.

§ 4. — **Veronica officinalis L.**

Série nº II. — Coupes transversales.

Coupe 1 (non figurée). — Dans le haut de la radicule. Elle possède deux cellules vasculaires ligneuses et deux tubes criblés en alternance. Les cellules vasculaires ligneuses sons accolées au péricycle. Les files cellulaires parenchymateuses reliant le pôle ligneux au liber sont simples et divergent régulièrement à partir du pôle ligneux. Cependant, dans la moitié inférieure de la figure, apparaissent deux cloisons, situées dans deux cellules placées à peu près au milieu de chacune des deux files adossées au péricycle, entre le pôle ligneux et le liber. Ces deux cloisons sont orientées dans le même sens que les files dans lesquelles elles apparaissent, montrant le commencement du dédoublement de ces files en deux autres parallèles.

Coupe 2 (fig. 30). — Cette coupe est faite dans la base de l'axe hypocotylé. Elle ne présente que deux cellules vasculaires ligneuses et deux tubes criblés en alternance.

La cellule vasculaire ligneuse est séparée du péricycle par deux cellules.

Coupe 3 (fig. 31). — Le faisceau libéro-ligneux supérieur, seul représenté sur les figures suivantes, ne présente pas de différences essentielles avec la première figure. L’autre faisceau présente une cellule vasculaire ligneuse et deux tubes criblés ; mais la coupe, perpendiculaire au faisceau supérieur, est un peu oblique par rapport à celui-ci. L’obliquité est, de plus, accentuée par la position du liber, qui apparaît ici couché. Ce défaut dans la direction de la coupe a l’avantage d’exagérer la manière dont se comportent les tubes criblés dans cette région de la plantule ; la portion visible du vaisseau libérien est, en effet, complètement alterne par sa partie inférieure et intermédiaire par sa partie supérieure. Le tube criblé médian est intermédiaire par sa portion inférieure et presque superposé par sa portion supérieure. La file constituant le vaisseau libérien passe au cours de sa longueur de la disposition alterne à la disposition superposée, chaque tube criblé concourant pour sa part au changement de disposition. En outre, il est une remarque très impor-

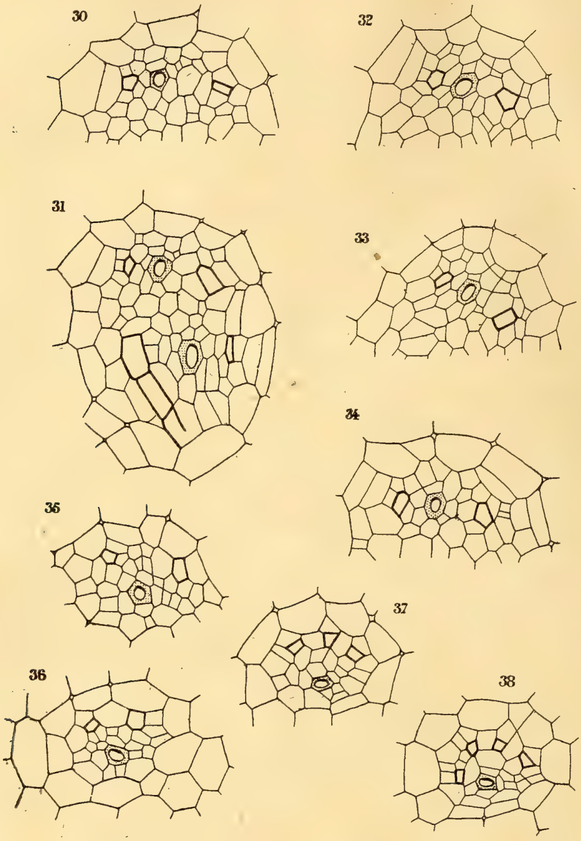


Fig. 30 à 38. — *Veronica officinalis.* — Coupes transversales à des niveaux de plus en plus élevés dans l’axe hypocotylé (fig. 30 à 33) ; dans le cotylédon (fig. 34 à 38) ; montrant le passage de la disposition alterne à la disposition superposée (fig. 30 à 36) et l’ordre d’apparition des tubes criblés en commençant par les éléments superposés, les autres se différenciant ensuite à droite et à gauche des deux premiers (fig. 37 et 38) (Série n° II).

tante à faire. Si le liber est coupé presque longitudinalement, il n'en est pas de même de la cellule vasculaire ligneuse occupant le centre du faisceau libéro-ligneux; elle est occupée cependant obliquement mais très peu. Il en résulte qu'il y a, à ce niveau déterminé, une différence nettement marquée entre la direction longitudinale des files cellulaires du même faisceau libéro-ligneux. Le liber est dirigé très obliquement, passant rapidement de la disposition alterne à la disposition superposée, alors que le bois conserve une direction presque verticale.

L'autre tube criblé présente à un moindre degré, mais cependant nettement, une obliquité marquée que n'ont pas les autres cellules parenchymateuses entourant immédiatement la cellule vasculaire ligneuse; l'obliquité des files s'accentue du centre du faisceau libéro-ligneux, déterminé par la présence du pôle ligneux, vers les deux pôles libériens.

Coupe 4 (fig. 32). — Les deux tubes criblés sont un peu plus rapprochés de la disposition intermédiaire que dans les coupes précédentes.

Coupes 5 et 6 (fig. 33 et 34). — Dans ces coupes, la disposition intermédiaire s'accentue.

Coupe 7 (fig. 35). — La cellule vasculaire ligneuse, dans cette coupe, est séparée de la bordure du cylindre central par deux cellules, et les tubes criblés se rapprochent visiblement de la disposition superposée. Le demi-cylindre central a une tendance à se réduire.

Coupe 8 (fig. 36). — La disposition superposée est presque réalisée. Le demi-cylindre central est de plus en plus réduit.

Coupe 9 (fig. 37). — Les deux premiers tubes criblés sont en superposition avec le bois, et un troisième apparaît à droite et extérieurement par rapport aux deux autres. Ceci est un fait intéressant à constater. Les deux premiers tubes criblés différenciés sont sans contestation possible, à ce niveau, les tubes criblés en superposition avec la première cellule vasculaire ligneuse. On les suit avec une netteté parfaite sur les coupes faites plus bas où ils se trouvent en position intermédiaire et, plus bas encore, en position alterne avec la cellule vasculaire ligneuse. D'ailleurs, sur la figure 36 qui précède, ils ne sont séparés que par une cellule parenchymateuse; par conséquent il est matériellement impossible qu'on fasse une erreur, puisque sur la figure 37 ils gardent la même position relativement à cette cellule qui ne donne naissance, de toute évidence, à aucun tube criblé.

Coupe 10 (fig. 38). — Dans cette coupe nous retrouvons la disposition précédente; mais en outre un nouveau tube criblé se différencie sur le côté gauche symétrique de celui que nous voyons apparaître sur la coupe 9 (fig. 37). Là encore aucun doute n'est permis; ce tube criblé se forme bien en dehors des deux tubes criblés superposés.

L'on passe ainsi, pour les tubes criblés, de la disposition superposée à une disposition alterne à peine atténuée soit au niveau de la coupe 10 (fig. 38), soit, de bas en haut, en s'élevant du niveau de la coupe 8 (fig. 36) à la hauteur des coupes 9 (fig. 37) et 10 (fig. 38).

§ 5. — **Veronica incisa** Ait.

Coupe transversale dans le cotylédon (fig. 39).

Dans cette coupe, le demi-cylindre central est extrêmement peu différencié. On n'y trouve aucune cellule vasculaire ligneuse, aucun tube criblé. Les files cellulaires, très courtes, divergent à partir d'une cellule située au milieu du faisceau et proche de la limite inférieure du demi-cylindre central. La cellule péricyclique placée au-dessus du futur pôle ligneux, à en juger par la position qu'il occupe habituellement et la conformation du faisceau représenté, montre deux cloisons transversales en voie de constitution. La plus externe est extrêmement ténue et vient manifestement d'apparaître.

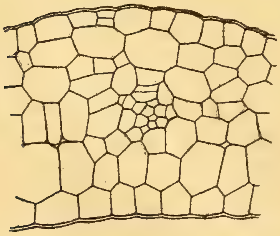


Fig. 39. — *Veronica incisa.* — Coupe transversale dans le cotylédon montrant une cloison à peine différenciée dans le péricycle en face de l'emplacement du futur pôle ligneux (Série n° I).

Ces faits, que nous venons de passer en revue chez quelques Véroniques, nous les avons observés chez nombre d'autres espèces : *V. acinifolia, V. serpyllifolia, V. ponæ, V. pinnata, V. Chamædrys, V. persica, V. orchidæa, V. Teucrium, V. Buxbaunii, V. spicata, V. urticæfolia.*

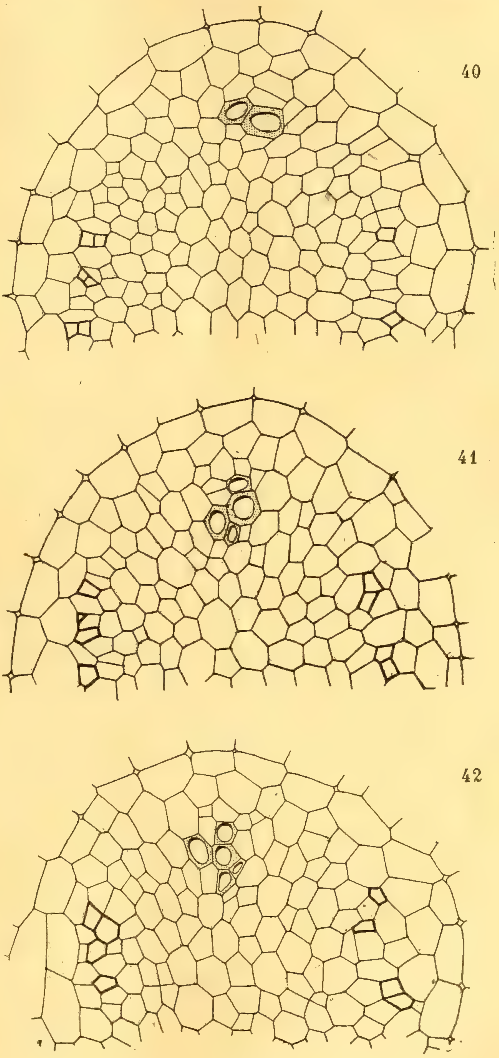


Fig. 40 à 42. — *Urtica pilulifera.* — Coupes transversales dans la radicule et l'axe hypocotylé, montrant le relèvement progressif du liber et des files parenchymateuses qui le joignent au bois (Série n° III).

§ 6. — Urtica pilulifera L.

Série de coupes transversales.

Série n° III. — Lame 3. — En commençant par la dernière et en remontant.

Coupe 1 (fig. 40). — Cette coupe faite dans le haut de la radicule présente deux pôles ligneux formés d'un petit nombre de cellules vasculaires ligneuses. Celui dont nous nous occupons n'en a que deux ; les tubes criblés sont au contraire relativement nombreux. Le parenchyme du cylindre central a ses cellules rangées dans un ordre remarquablement régulier quoique certaines files soient plus ou moins dédoublées. Ces rangées de cellules vont nettement du pôle ligneux au liber, formant un angle peu ouvert dont le sommet est occupé par le groupe ligneux. Les cellules vasculaires ligneuses sont séparées du péricycle par l'épaisseur d'une et deux cellules.

Coupe 2 (fig. 41). — La coupe présente un groupe de quatre cellules vasculaires ligneuses, dont la plus externe s'est formée après celles du milieu du groupe et ne se trouve ainsi séparée du péricycle que par une cellule. Les deux groupes libériens ne sont pas encore dédoublés nettement, mais ils sont plus étendus que dans la coupe précédente. Les files de cellules qui les joignent au pôle ligneux forment déjà cependant un angle plus ouvert que dans la coupe 1.

Coupe 3 (fig. 42). — Dans cette coupe, faite dans la base de l'axe hypocotylé, le nombre des cellules vasculaires ligneuses séparées du péricycle par une cellule s'est encore accru et comprend cinq cellules vasculaires ligneuses. Les deux groupes libériens sont complètement dédoublés, et l'angle formé par les cellules qui relient le liber au bois est plus ouvert que dans la coupe précédente. Le liber situé à l'extrémité des files cellulaires est toujours placé de la même façon et remonte de chaque côté du bois suivant le péricycle.

Coupe 4 (fig. 43). — Cette coupe, située au milieu environ de l'axe hypocotylé, ne possède plus que trois cellules vasculaires ligneuses, placées en file suivant le diamètre passant par le pôle ligneux. Le pôle ligneux n'est encore séparé du péricycle que par une cellule. Le liber suivant les branches de l'angle décrit dans les coupes précédentes est maintenant presque à la hauteur du bois de chaque côté. Les files de cellules qui le relient au pôle ligneux sont à peu près placées suivant des droites parallèles entre elles et perpendiculaires au diamètre passant par les deux pôles ligneux. Le demi-cylindre central s'aplatit radialement et se dilate transversalement.

Coupe 5 (fig. 44). — Cette coupe est faite, à la base du cotylédon, à l'endroit où il se sépare de l'autre. Le groupe ligneux en file de trois cellules vasculaires ligneuses s'est incliné, la première cellule vasculaire étant à gauche et la troisième à droite. Le liber est à la hauteur du pôle ligneux, et les files cellulaires qui le joignent de chaque côté au bois sont en ligne droite dans le prolongement l'une de l'autre. Le pôle ligneux est séparé du péricycle par l'épaisseur de deux rangées de cellules, des cloisonnements étant apparus en face.

Coupe 6 (fig. 45). — Dans la base du cotylédon. Dans cette coupe, le pôle ligneux est séparé du péricycle par l'épaisseur de deux et trois rangées de cellules. En même temps que le liber remonte de chaque côté du groupe ligneux, les extrémités libériennes des files cellulaires de jonction se relèvent. Enfin le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente.

Coupe 7 (fig. 46). — Plus haut dans le cotylédon. Dans cette coupe, le nombre des rangées cellulaires séparant le bois du péricycle est de quatre. Les files de cellules

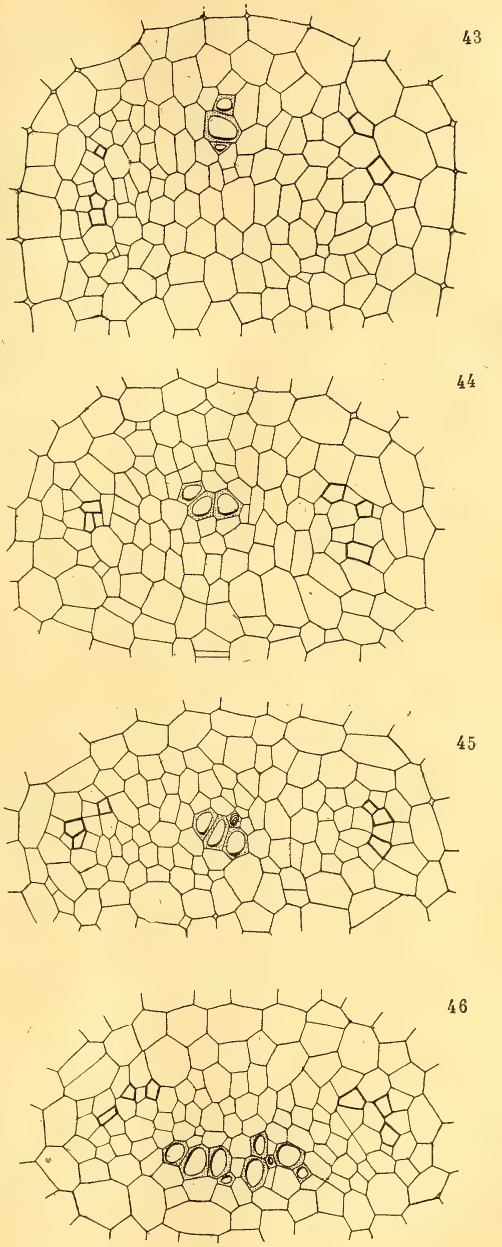


Fig. 43 à 46. — *Urtica pilulifera.* — Coupes transversales dans l'axe hypocotylé (fig. 43) et à des niveaux de plus en plus élevés dans le cotylédon. Cette fin de série montre l'acheminement du liber vers la disposition superposée, le relèvement des files de jonction du bois au liber et la constitution du massif cellulaire extrapolaire (Série n° III).

reliant le pôle ligneux aux deux groupes libériens ont leurs extrémités complètement relevées. Le liber tend de plus en plus à la superposition avec le bois, dont le nombre de cellules vasculaires s'est considérablement accru.

Urtica dioica, décrite par M. G. Chauveaud.

La famille des Urticacées a déjà été étudiée par Gérard (1), par A. Gravis (2). Mais ces deux auteurs ayant fait leurs recherches dans des plantules trop âgées n'ont pas vu comment se comportent les éléments primaires à leur passage de la racine dans la tige ; M. G. Chauveaud, au contraire, a pris des plantules jeunes, dans lesquelles les premières cellules vasculaires ligneuses ne sont pas disloquées (3).

En prenant les germinations à un âge où les cotylédons ne sont pas encore épanouis, on voit dans la radicule deux faisceaux ligneux alternes avec deux faisceaux libériens. Ces quatre faisceaux se continuent dans l'axe hypocotylé et les cotylédons, chacun des deux faisceaux libériens s'étant dédoublé dans l'axe hypocotylé et envoyant une de ses moitiés de chaque côté du faisceau ligneux dans le cotylédon. « A ce stade, chaque faisceau vasculaire se compose de deux vaisseaux ligneux; mais dans l'hypocotyle ces vaisseaux disposés en file radiale sont les premiers vaisseaux alternes, alors que dans la base du cotylédon les vaisseaux correspondent aux derniers vaisseaux alternes seulement, les premiers n'étant pas représentés par suite de l'accélération basifuge. »

Le développement se poursuit; les deux faisceaux vasculaires se rejoignent au centre de l'axe hypocotylé, formant une bande vasculaire diamétrale.

« Les cellules qui séparent l'un de l'autre les deux demi-faisceaux criblés de chaque côté donnent naissance à des tubes criblés qui forment avec les nouveaux vaisseaux des groupes superposés. »

---

(1) Recherches sur le passage de la racine à la tige (*Bot.*, *Ann. Sc. Nat.*, (5e série, t. XI, 1880-1881, p. 394).

(2) A. Gravis, Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioica*; Bruxelles, 1885.

(3) L'appareil conducteur des plantes vasculaires (*Bot.*, *Ann. Sc. Nat.*, 9e série, t. XIII, 1911, p. 296, fig. 119 et 120).

Ainsi, pour M. G. Chauveaud, les cellules vasculaires ligneuses qu'il trouve dans le faisceau de la base du cotylédon ne représentent pas la continuation des files comprenant les premières cellules vasculaires ligneuses de la radicule. Or, si nous examinons les figures présentées par M. G. Chauveaud, nous pouvons voir que, dans celles faites dans l'axe hypocotylé, la première cellule vasculaire ligneuse est accolée contre le péricycle. Si nous observons les coupes passant dans la base des cotylédons, nous voyons nettement que le péricycle a donné des cellules filles. Dans la première figure, trois de ces cellules péricycliques se sont divisées; les deux latérales ont donné chacune deux cellules dans le sens radial; celle du milieu n'en a donné qu'une, qui s'est divisée par une cloison radiale donnant deux cellules perpendiculairement aux premières. Quant à la cellule péricyclique proprement dite, elle a cru considérablement, laissant prévoir une nouvelle division en sens tangentiel.

Dans l'autre coupe passant par le cotylédon plus âgé, le péricycle là aussi s'est divisé; deux cellules au moins montrent nettement encore leur recloisonnement en file radiale; l'une de ces deux cellules filles est recloisonnée elle-même, tandis que l'autre plus grande semble sur le point de se recloisonner aussi.

En outre, dans la figure 120, on peut se rendre bien compte du tassement des cellules vasculaires dans la base du cotylédon, pressées qu'elles sont par le petit massif des cellules extrapolaires. Enfin, dans la même figure, les files cellulaires allant du pôle ligneux vers le liber forment un V renversé à ouverture externe.

Nous pouvons voir que tout se passe dans *Urtica dioica* comme dans *Urtica pilulifera*, que nous avons décrite, et dans les différentes espèces de Véroniques observées.

§ 7. — Lamium amplexicaule L.

Série n° IV. — Coupes transversales.

Lame 3. Coupe 1 (fig. 47). — On voit sur cette coupe, faite dans la base de l'hypocotyle, à l'endroit où les deux groupes libériens se sont dédoublés, une file de cellules vasculaires ligneuses rangées suivant le diamètre passant par les deux pôles ligneux, et au nombre de cinq. A l'extrémité interne de cette file vasculaire ligneuse, les files cellulaires de parenchyme non différencié divergent vers chacun des deux faisceaux libériens. Les autres rangées cellulaires comprises entre le péricycle, le bois et les files dont nous venons de parler sont peu reconnaissables, étant presque isodiamétriques. Le pôle ligneux est séparé du péricycle par une cellule.

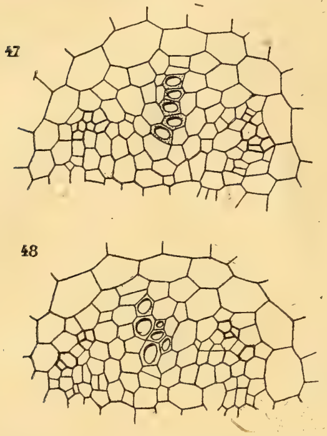


Fig. 47 et 48. — *Lamium amplexicaule.* — Coupes transversales dans l'axe hypocotylé de bas en haut, montrant l'indication d'un tassement léger du faisceau ligneux accompagné d'un déplacement presque insensible du liber vers le haut (Série n° IV).

Coupe 2 (fig. 48). — Dans l'axe hypocotylé plus haut que 1. Les deux groupes libériens sont quelque peu remontés de chaque côté du bois, qui semble se tasser légèrement; une cellule sépare le pôle ligneux du péricycle; les files cellulaires ne sont, pour ainsi dire, pas sensiblement déplacées. Le nombre des cellules augmente vers les deux groupes libériens.

Coupe 3 (fig. 49). — Dans le haut de l'axe hypocotylé. Les deux groupes libériens restant à peu de chose près en place, les files cellulaires tendent nettement vers une orientation perpendiculaire au diamètre joignant les deux pôles ligneux, en même temps que l'ensemble s'aplatit dans le sens de ce diamètre.

Coupe 4 (fig. 50). — Dans cette coupe intéressant la base du cotylédon. Le tassement des cellules vasculaires ligneuses est très apparent; le liber est remonté de chaque côté du bois et se trouve à sa hauteur. Les files cellulaires sont alors complètement perpendiculaires au diamètre joignant les deux pôles ligneux. Celui dont nous nous occupons n'est éloigné du péricycle que de la distance d'une cellule.

Coupe 5 (fig. 51). — Présente seulement une accentuation de la coupe 4.

Coupe 6 (fig. 52). — Montre l'apparition de cloisons secondaires et la formation d'une zone cambiale entre le bois et le liber, en même temps que le pôle ligneux se trouve séparé du péricycle par plusieurs cellules.

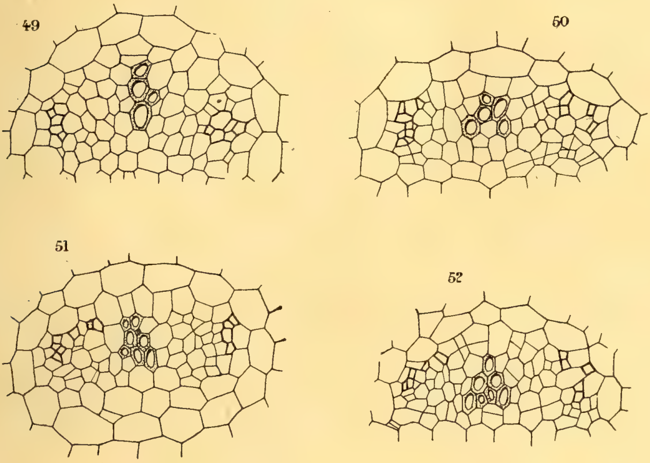


Fig. 49 à 52. — *Lamium amplexicaule.* — Coupes transversales à des niveaux de plus en plus élevés dans la partie supérieure de l'axe hypocotylé (fig. 49) et le cotylédon (fig. 50 à 52) ne montrant nulle part l'existence du parenchyme extrapolaire. La figure 52 présente une indication de zone cambiale (Série n° IV).

Lamium album L. (1). — « C'est un bon exemple pour constater la succession des différentes phases du second cycle dans les cotylédons. »

Le *Lamium album*, en effet, est un excellent exemple de la persistance dans les cotylédons de la structure de la racine. Le *Lamium amplexicaule* que nous avons étudié reproduit d'ailleurs trait pour trait ce qui se passe dans cette espèce.

(1) G. Chauveaud : L'appareil conducteur des plantes vasculaires, p. 388.

Ici le péricycle ne présente que de très rares cloisonnements contre le pôle ligneux, lorsqu'on s'élève de la radicule dans l'axe hypocotylé et les cotylédons. Le massif cellulaire que nous avons rencontré plus ou moins développé jusqu'ici entre le pôle ligneux et le péricycle est très rudimentaire. Le pôle ligneux n'a de ce fait aucune raison de s'enfoncer dans les tissus. Il occupe dans la base du cotylédon la même place qu'il occupe dans la racine contre le péricycle. Les files cellulaires rayonnant du pôle ligneux vers le liber ne sont relevées que par le dédoublement des files dans leur portion voisine du liber, donnant ainsi de nouvelles files parallèles aux premières et qui font pression sur celles-ci vers leur extrémité libérienne, de haut en bas sur les figures.

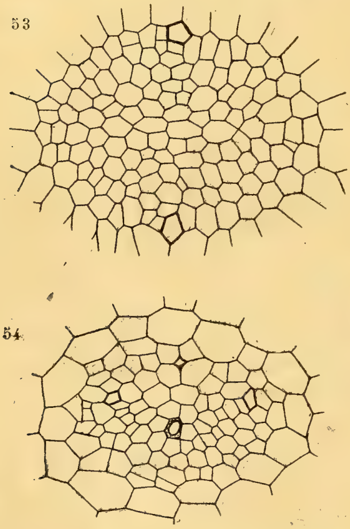


Fig. 53 et 54. — *Carum Carvi.* — Coupes transversales dans la radicule (fig. 53), montrant les séries ordonnées de cellules qui joignent le pôle libérien au futur pôle ligneux non différencié et (fig. 54) montrant la constitution du massif extrapolaire et l'acheminement du liber vers la disposition superposée (Série n° II).

Les files de cellules vasculaires ligneuses de la racine passent dans l'axe hypocotylé et les cotylédons sans discontinuité. Les faisceaux cotylédonaire et radiculaire sont identiques.

§ 8. — Carum Carvi L.

Coupes transversales dans la radicule et le cotylédon.

Coupe 1 (fig. 53). — Dans la radicule. Cette coupe montre deux tubes criblés différenciés; les formations ligneuses ne sont pas encore apparues. Les files cellulaires divergent régulièrement à partir des deux tubes criblés vers l'emplacement des deux futurs pôles ligneux. A remarquer quelques cloisons dirigées dans le même sens que les files cellulaires.

Coupe 2 (fig. 54). — Dans le cotylédon. Dans cette coupe, une cellule vasculaire ligneuse et deux tubes criblés sont différenciés. La cellule vasculaire ligneuse est située au milieu du demi-cylindre central; les deux tubes criblés sont placés de part et d'autre de la cellule vasculaire ligneuse, mais au-dessus dans la figure. Il y a donc une alternance très nette des éléments vasculaires. Les files cellulaires divergent encore bien régulièrement à partir du pôle ligneux, mais dans le sens inverse de celui de la racine. Le V ainsi formé avait son ouverture dirigée vers l'axe de la plantule dans la radicule, alors qu'il est dans le cotylédon dirigé en sens contraire.

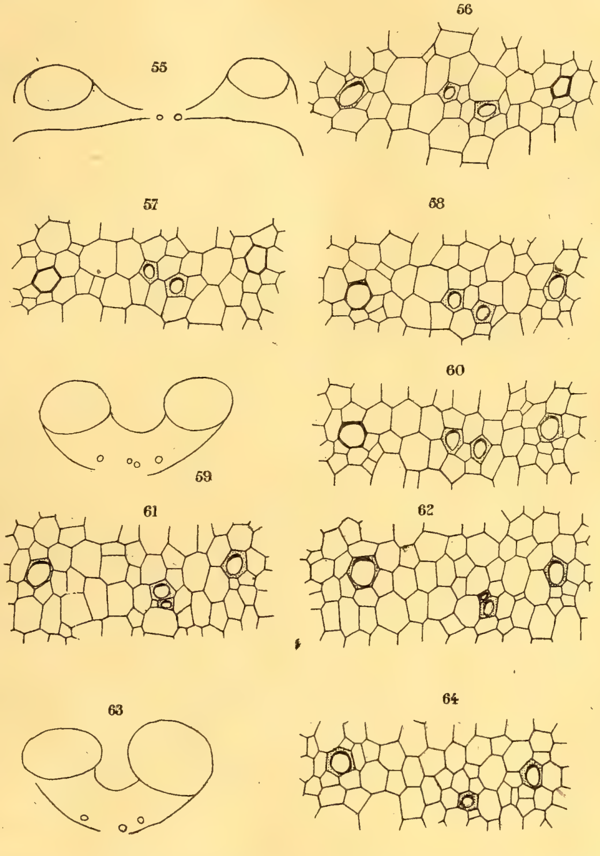


Fig. 55 à 64. — *Helianthus annuus.* — Coupes transversales du faisceau ligneux et des files conjonctives dans l'axe hypocotylé et le cotylédon à des niveaux de plus en plus élevés. — Fig. 55-61-63. Coupes schématiques d'ensemble des faisceaux libéro-ligneux correspondant à la coupe réelle figurée à côté (Série n° XII).

En outre, si nous considérons les cellules formant le demi-cylindre central, nous remarquons qu'elles peuvent être réparties en deux groupes bien distincts, en considérant leur grandeur. Les unes sur la partie inférieure de la figure, limitées par les deux files reliant la cellule vasculaire ligneuse aux deux tubes criblés, sont plus petites, et en rangs serrés ressemblent quelque peu à du tissu palissadique ; les autres, dans la partie supérieure au-dessus des deux files envisagées plus haut, sont plus grandes et moins serrées, provenant visiblement du cloisonnement du péricule. Un canal sécréteur s'y trouve inclus.

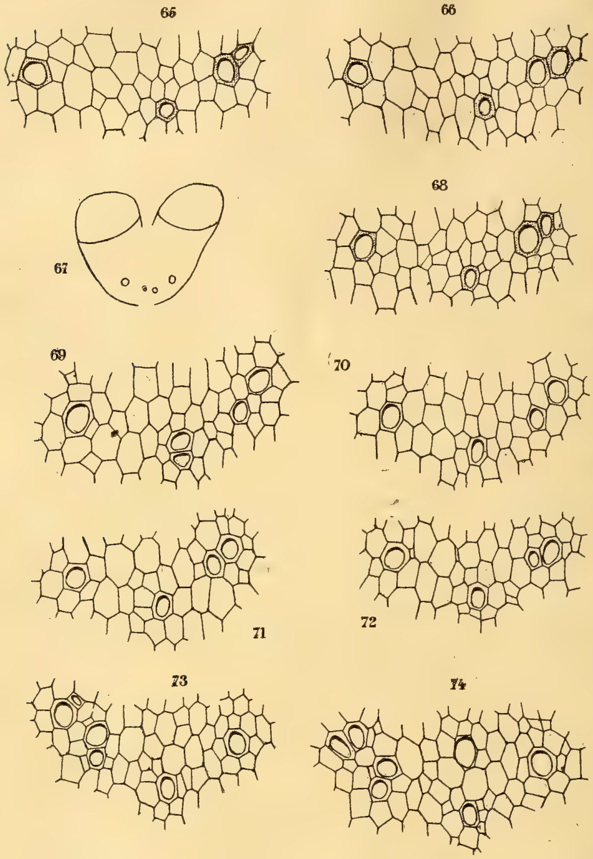


Fig. 65 à 74. — *Helianthus annuus.* — Coupes transversales du faisceau ligneux et des files conjonctives dans le cotylédon à des niveaux de plus en plus élevés.—Fig. 67. Coupe schématique du faisceau libéro-ligneux entier au niveau de la figure 68. Les files cellulaires se relèvent de plus en plus à partir de la cellule vasculaire ligneuse centrale (Série n° XII).

§ 9. — **Helianthus annuus L.**

Série n° XII. — Coupes transversales. Nous n'avons dessiné sur les coupes d'*Helianthus annuus* que le faisceau ligneux et la manière dont il se comporte. Les différentes dispositions qu'il affecte dans son ensemble (cellules vasculaires et parenchyme ligneux) en passant de la radicule au cotylédon. Nous avons figuré chaque fait nouveau apparaissant sur une coupe, de sorte qu'il est possible d'observer sans discontinuité tous les changements, si faibles soient-ils. De place en place, nous donnons un schéma de l'ensemble du faisceau libéro-ligneux dessiné à la chambre claire et correspondant à un faisceau ligneux dessiné en plus grand à côté.

Lame 1. Coupe 1 (fig. 55-56). — Le faisceau présente trois groupes ligneux disposés à peu près en ligne droite. Les rangées de cellules non différenciées qui joignent les deux groupes ligneux latéraux au groupe ligneux inférieur sont approximativement parallèles.

A côté de la coupe 1, le schéma du faisceau libéro-ligneux entier d'une coupe antérieure non figurée montre quels sont les rapports du bois et du liber avec l'angle formé par la disposition des cellules vasculaires ligneuses et des files cellulaires qui joignent le bois au liber.

Le liber forme deux masses alternes relativement au bois.

Coupes 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 (fig. 57 à 68). — Ces coupes présentent le redressement progressif des files cellulaires avec l'apparition ou la disparition successive des cellules vasculaires ligneuses. Un schéma des coupes 4, 7 et 10 montre la valeur de l'angle formé par les files cellulaires du faisceau ligneux à ce niveau et les rapports du bois et du liber.

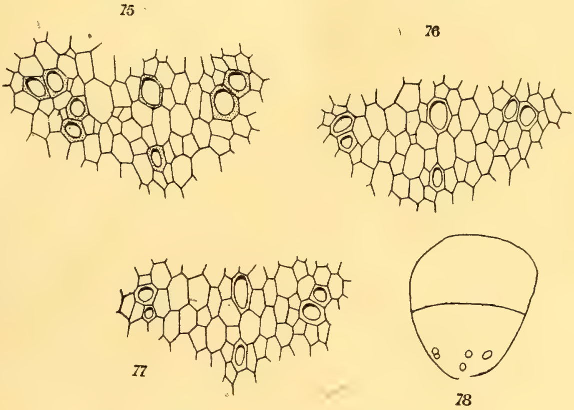


Fig. 75 à 78. — *Helianthus annuus.* — Coupes transversales du faisceau ligneux et des files conjonctives dans le cotylédon à des niveaux de plus en plus élevés. — Fig. 78. Coupe schématique du faisceau libéro-ligneux entier au niveau de la figure 77. Le mouvement signalé dans les figures précédentes s'accentue (Série n° XII).

Coupes 11, 12, 13 (fig. 69 à 71). — Le redressement des rangées cellulaires continue.

Coupes 14, 15, 16 (fig. 72 à 74). — Elles ont leurs rangées cellulaires de plus en plus redressées.

Coupes 17, 18, 19 (fig. 75 à 78). — Le redressement est très considérable ainsi que le montrent les coupes et le schéma 20. Quant aux deux moitiés du liber, elles sont réunies en une seule masse.

§ 10. — **Cucumis dipsaceus** Ehrenb.

Série de coupes transversales dans l'axe hypocotylé.

Coupe 1 (fig. 79). — Base de l'axe hypocotylé. Cette coupe présente un faisceau ligneux dissocié et deux groupes libériens situés de chaque côté.

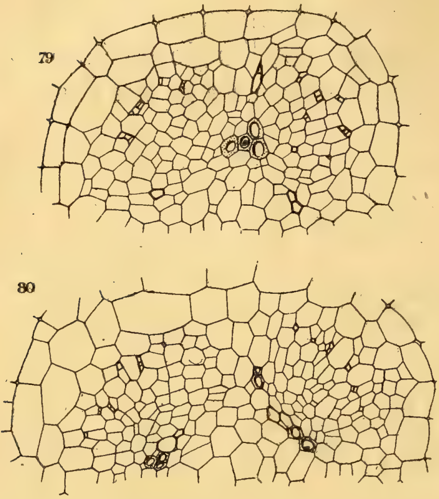


Fig. 79 et 80. — *Cucumis dipsaceus.* — Coupes transversales dans la base de l'axe hypocotylé. — Fig. 79. Le faisceau ligneux est divisé en quatre masses ; les files joignant le bois au liber sont orientées presque tangentiellement. — Fig. 80. Le bois alterne est disparu ; les trois autres groupes ligneux subsistent ; les files du bois au liber se redressent (Série n° I).

En haut de la figure, les deux premières cellules sont en voie d'écrasement. A mi-hauteur, un groupe de cellules vasculaires ligneuses est différencié ; plus bas à droite et à gauche apparaissent des cellules vasculaires ligneuses, dont la différenciation est peu avancée.

Le groupe ligneux supérieur est en alternance très nette avec les deux faisceaux libériens ; le groupe moyen est en position intermédiaire, et les deux derniers sont superposés.

Les deux faisceaux libériens à droite et à gauche de la figure sont formés de parenchyme libérien et de tubes criblés. Les files de cellules divergent à partir du groupe ligneux intermédiaire, suivant un axe perpendiculaire au diamètre passant par les deux pôles ligneux.

Les deux groupes libériens sont presque en contact, n'étant séparés que par l'épaisseur du groupe des cellules vasculaires ligneuses intermédiaires.

Il est à remarquer que les premières cellules vasculaires ligneuses ne sont pas coupées, au niveau examiné, perpendiculairement à leur direction ; la section passe obliquement par rapport à celles-ci.

Coupe 2 (fig. 80). — A un niveau plus élevé dans l'axe hypocotylé. Sur cette coupe nous ne voyons plus que deux groupes ligneux bordant l'extrémité interne des faisceaux libériens.

Les premières cellules vasculaires ligneuses alternes signalées dans la coupe 1 ont cessé de se différencier.

Le groupe intermédiaire est presque joint au groupe le plus récent de droite, par la différenciation de cellules vasculaires ligneuses nouvelles. Le groupe le plus jeune de gauche a différencié lui aussi quelques nouvelles cellules vasculaires ligneuses.

Comme dans la coupe précédente, les cellules vasculaires ligneuses sont sectionnées assez obliquement.

Les deux groupes libériens ont le même aspect que dans la coupe 1; mais, suivant le sens de l'obliquité des cellules vasculaires ligneuses, le point de divergence des files libériennes se déplace vers l'intérieur du cylindre central.

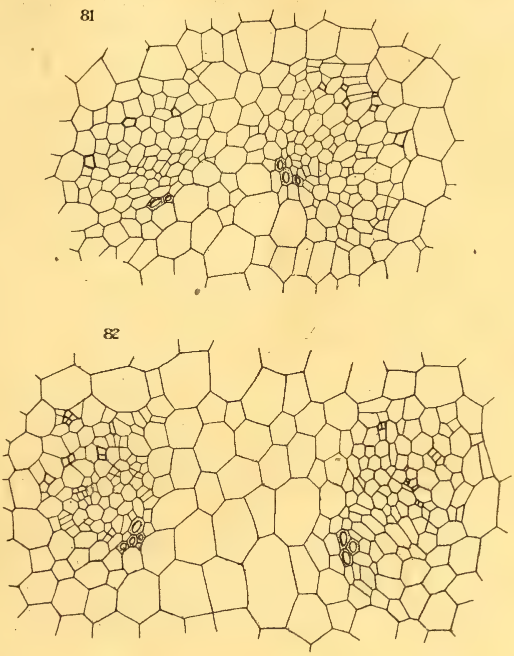


Fig. 81 et 82. — *Cucumis dipsaceus.* — Coupes transversales dans la partie médiane de l'axe hypocotylé, Il ne reste plus que les deux groupes superposés de vaisseaux; un rayon médullaire se développe entre les deux faisceaux, et les files joignant le liber au bois tendent à devenir radiales, de tangentielles qu'elles étaient (Série n° I).

Des cellules parenchymateuses peu nombreuses et petites dans la coupe 1 se sont développées et multipliées entre les deux groupes libériens et les groupes ligneux restant, séparant le faisceau libéro-ligneux primitif en deux portions droite et gauche.

Coupes 3 et 4 (fig. 81 et 82). — A des niveaux de plus en plus élevés. Les déplacements apparents observés précédemment s'accentuent.

Coupe 5 (fig. 83). — La plus élevée de la série. La superposition du liber et du bois est complète. Les cellules vasculaires ligneuses sont coupées perpendiculairement à leur direction.

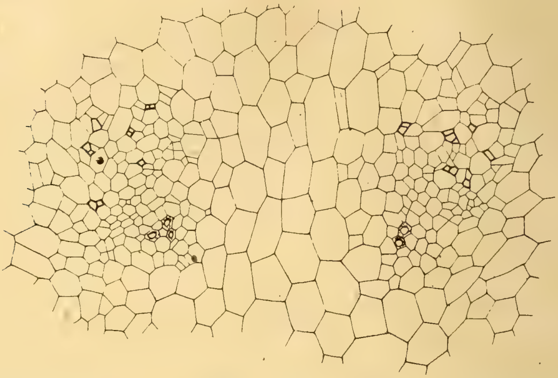


Fig. 83. — *Cucumis dipsaceus.* — Coupe transversale de la partie supérieure de l'axe hypocotylé. Les files joignant le bois au liber sont orientées radialement ; le tissu conjonctif forme un large rayon médullaire entre les deux faisceaux (Série n° I).

Remarques. — Dans la radicule, les premières cellules vasculaires ligneuses seules existent, en alternance avec le liber. A ce niveau, l'ensemble du faisceau libéro-ligneux forme un V à pointe externe, dont l'ouverture est dirigée vers l'axe du cylindre central.

Les cellules vasculaires ligneuses se trouvent coupées perpendiculairement à leur direction. Plus haut, la coupe passe obliquement par rapport à ces premières cellules vasculaires ligneuses et aux cellules parenchymateuses les plus proches de ces dernières, l'obliquité de la section diminuant à mesure qu'on s'approche du centre du cylindre central jusqu'aux groupes de cellules vasculaires ligneuses, puis de là, à mesure qu'on s'en éloigne, le long du bord des faisceaux libériens.

Il faut donc constater que : 1° Dans la radicule, la disposition des files cellulaires prises dans leur sens longitudinal et horizontal est la même que dans les autres plantules que nous avons examinées jusqu'ici ;

2° Que dans l'axe hypocotylé et particulièrement dans sa base, une partie des files cellulaires comprenant les vaisseaux ligneux, et les files parenchymateuses non différenciées bordant le côté interne des deux faisceaux libériens, jusque-là verticales, s'inclinent suivant une direction ayant son point de départ dans les premières cellules vasculaire ligneuses et suivant le bord interne des deux faisceaux libériens;

3° Que le faisceau ligneux, d'abord unique dans la radicule, se répartit en deux et même quatre groupes ligneux, dont les deux plus jeunes sont en contact, sur une coupe transversale, avec l'origine de la divergence des files libériennes. Ce point s'enfonce de plus en plus dans le cylindre central décrivant un arc de 45° à 50° autour du liber différencié en tubes criblés qui sert de pivot. Simultanément un large rayon médullaire se développe entre les faisceaux libéro-ligneux.

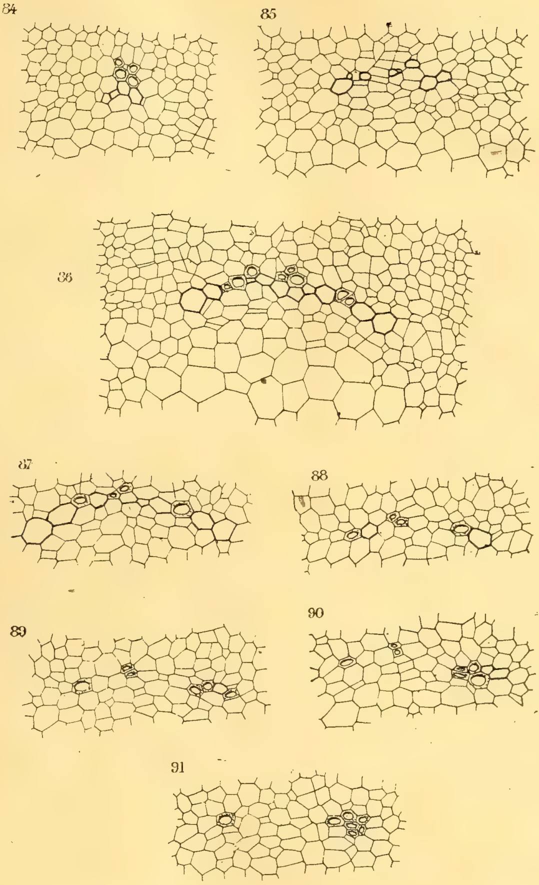


Fig. 84 à 91. — *Cucurbita grandis.* — Coupes transversales dans la radicule (fig. 84) et l'axe hypocotylé de bas en haut, montrant la dislocation du faisceau ligneux (série n° I).

Cucurbita maxima Duch. — Coupes transversales dans la radicule et l'axe hypocotylé. Cette série montre seulement la dislocation du faisceau ligneux.

Coupe 1 (fig. 84). — Dans la radicule. Comme dans *Cucumis dipsaceus*, la radicule ne présente que des faisceaux ligneux simples dont la figure 1 montre un exemple.

Coupe 2 (fig. 85). — Dans cette coupe faite dans la base de l'axe hypocotylé, le faisceau ligneux est étalé.

Coupe 3 (fig. 86). — Le faisceau s'étale encore plus à droite et à gauche de la figure par l'adjonction de nouvelles cellules vasculaires ligneuses de formation récente.

Coupes 4, 5, 6, 7, 8 (fig. 87 à 90). — Elles montrent la dislocation progressive de la bande vasculaire ligneuse par cessation de différenciation des cellules vasculaires ligneuses comprises entre le pôle ligneux et les dernières apparues des cellules vasculaires ligneuses.

Coupe 8 (fig. 91). — Dans cette coupe, le pôle ligneux cesse complètement lui-même de se différencier.

En somme, tout se passe à peu de choses près dans *Cucurbita sp.* comme dans *Cucumis dipsaceus.*

Nous avons exposé dans la deuxième partie une série d'observations individuelles dont nous tirerons, dans la troisième partie, les faits coordonnés d'observation générale. Pour obtenir ce résultat, nous comparerons les faits :

1° Sur des coupes transversales faites à des niveaux déterminés, en prenant des stades de développement de plus en plus âgés dans la série des plantules étudiées;

2° Sur des séries de coupes de bas en haut à chacun des stades de développement;

3° Enfin sur des coupes longitudinales à des stades de développement de plus en plus avancés.

TROISIÈME PARTIE : *Coordination des faits observés.* — Nous nous servirons, pour établir les diverses dispositions des éléments libériens et des éléments ligneux dans les plantules de plus en plus âgées, de germinations d'espèces différentes de Véroniques. L'espèce n'a, en effet, pas d'importance au point de vue de la croissance et de l'arrangement des faisceaux dans les différentes parties de la plantule. Les espèces que nous avons étudiées présentent un plan des faisceaux libéro-ligneux identique pendant tout le temps du développement, et il n'y a guère de dissemblance, si même on peut se servir de ce mot, que dans la grandeur plus ou moins considérable du cylindre central.

Pour déterminer exactement les stades de croissance, nous ne pouvons que très peu faire appel aux caractères de la morphologie externe des plantules. Les caractères internes peuvent présenter un développement plus ou moins grand au point de vue anatomique et dans une même espèce bien déterminée, alors que les caractères extérieurs sont restés identiquement les mêmes, ou au moins tels que l'œil ne peut saisir de différences sensibles. Le nombre de jours de germination ne peut non plus être invoqué utilement pour caractériser un état de germination. Les graines dans une espèce déterminée germent plus ou moins vite sans cause apparente, et une plantule ayant un ou deux jours de germination de plus qu'une autre pourra se présenter au point de vue anatomique comme moins avancée que cette dernière.

Pour déterminer l'état de croissance d'une de nos plantules, nous nous servirons, au moins pour les stades les plus jeunes, du nombre de cellules vasculaires ligneuses et de tubes criblés dont se composent les faisceaux libéro-ligneux, la disposition étant toujours la même pour un même nombre d'éléments à une hauteur déterminée, dans n'importe quelle Véronique à un état jeune.

Nous définirons donc ainsi les divers stades que nous choisissons de façon arbitraire pour la commodité d'exposition des comparaisons :

Stade 1. — Celui d'une plantule ne présentant au plus qu'une cellule vasculaire ligneuse et un tube criblé par faisceau libéro-ligneux.

Stade 2. — Celui d'une plantule présentant de trois à cinq cellules vasculaires ligneuses et deux groupes de tubes criblés peu nombreux par faisceau libéro-ligneux, mais sans qu'il y ait encore de dislocation ni d'écrasement d'éléments vasculaires.

Stade 3. — Celui dans lequel il y a dislocation et écrasement des premières cellules vasculaires ligneuses et des premiers tubes criblés différenciés.

Plantules au premier stade : *V. Beccabunga;* deuxième stade : *V. officinalis;* troisième stade : *V. hederæfolia.*

§ 1.—Comparaison des faits observés sur des coupes faites à quatre niveaux déterminés dans des plantules de plus en plus âgées.

Premier niveau. — Vers le haut de la radicule.

Stade 1. — L'on a deux cellules vasculaires ligneuses situées chacune à une extrémité d'un diamètre du cylindre central (ce diamètre étant contenu dans le plan coupant les cotylédons en deux parties égales et symétriques) et deux tubes criblés placés chacun à l'une des extrémités d'un diamètre perpendiculaire au premier (contenu par conséquent dans le plan de contact des deux cotylédons). Les files de cellules parenchymateuses qui joignent le pôle ligneux au liber divergent à peu près régulièrement à partir de ces deux points, quoique parfois la régularité soit légèrement masquée par des dédoublements partiels en longueur des cellules d'une file.

Stade 2. — Le nombre des cellules vasculaires ligneuses est de deux à quatre ou six. On a quatre cellules criblées, au lieu de deux, c'est-à-dire deux à chaque faisceau libérien.

Stade 3. — Le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente à partir du pôle ligneux en suivant le sens des files cellulaires. Mais la différenciation gagne toutes les files divergeant à partir du pôle ligneux, alors que, dans les autres stades, la file médiane est seule intéressée par la lignification. Simultanément la file ligneuse initiale gagne vers le centre du cylindre central. Arrivée plus ou moins proche de ce centre, des cellules vasculaires ligneuses se forment de plus en plus latéralement et symétriquement de chaque côté, dans un sens par conséquent perpendiculaire au sens primitif.

Pendant ce temps, les pôles ligneux se détruisent lentement; la dislocation gagne de plus en plus vers le centre dans le sens où s'est faite la différenciation, de sorte que, à un état assez âgé, le faisceau ligneux primitif se trouve complètement disloqué et que les cellules vasculaires ligneuses qu'on a sous les yeux sont des formations secondaires.

Le liber primaire subit un sort analogue; il se disloque et s'écrase aussi, mais plus lentement que le bois.

Si donc on suit la progression de la formation des productions primaires et secondaires ligneuses et libériennes à ce niveau, on peut voir que l'on passe de la disposition alterne franche à la disposition superposée parfaite par le fait même de la croissance et ensuite de la dislocation et de l'écrasement des éléments libéro-ligneux, avec un dédoublement apparent résultant de la disparition progressive des éléments primaires du faisceau primitif, au fur et à mesure de l'apparition des formations de plus en plus âgées. Pour les mêmes causes, il semble aussi qu'il y a retournement des deux demi-faisceaux.

Deuxième niveau. — Dans l'axe hypocotylé.

Stade 1. — On a une cellule vasculaire ligneuse à chacune des deux extrémités du diamètre, ainsi que nous l'avons dit pour le niveau 1 ; mais, alors que dans la racine ces deux cellules vasculaires ligneuses sont appliquées exactement contre le péricycle, il n'en est plus de même ici; les deux pôles ligneux sont séparés de cette assise par une cellule. Le liber ne présente que deux tubes criblés appuyés contre le péricycle. Mais ils ne sont plus situés aux extrémités du diamètre compris dans le plan de contact des deux cotylédons. Le tube criblé gauche est au-dessous ou au-dessus de cette extrémité; il en est de même pour le tube criblé droite.

La cellule extrapolaire intercalée entre le pôle ligneux et le péricycle provient de toute évidence d'un cloisonnement tangentiel de la cellule péricyclique contre laquelle est appuyée la première cellule vasculaire ligneuse.

Stade 2. — Ce stade ne diffère du précédent que par le nombre des cellules vasculaires ligneuses, qui est ordinairement de deux à six, et l'apparition de deux tubes criblés symétriques des premiers par rapport aux pôles ligneux. Entre les deux tubes criblés, c'est-à-dire sur le diamètre perpendiculaire à celui qui passe par les deux pôles ligneux, les cellules se sont multipliées surtout en s'éloignant du centre du cylindre central pour se rapprocher des bords où même elles sont plus grandes. La figure formée par cet ensemble de cellules présente grossièrement la tranche d'une coupe de lentille biconcave. Sur les deux courbes ainsi adossées se moulent les autres files de cellules entre le pôle ligneux et le liber, relevées, de ce fait, en même temps que les tubes criblés qui en forment l'extrémité.

Stade 3. — Le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente dans une forte proportion suivant les files allant du pôle ligneux au liber. Les premiers éléments formés se disloquent plus ou moins vite à partir du pôle ligneux, comme nous l'avons vu au niveau précédemment étudié. Le liber se comporte de la même façon que dans la radicule ; mais, dans l'espace primitivement libre intercalé entre deux arcs libériens provenant du dédoulement des deux premiers arcs, des tubes criblés apparaissent, puis des cellules vasculaires ligneuses qui se rendent dans les deux premières feuilles.

Dans l'axe hypocotylé, les choses se passent à peu près de même sorte que dans la radicule, à mesure que la croissance s'accentue on passe d'une disposition alterne à une disposition superposée. Là comme dans la radicule, il y a dédoublement apparent du faisceau ligneux, par dislocation et écrasement des premiers éléments vasculaires, à partir du pôle ligneux, et apparence de rotation par apparition de nouvelles cellules vasculaires ligneuses et de nouveaux tubes criblés tendant de plus en plus à la superposition. Mais il se produit en même temps un phénomène intéressant à observer. Les premières cellules vasculaires ligneuses n'ont plus une tendance aussi nette à se former exactement dans la direction du centre du cylindre central. Le faisceau libéro-ligneux se déforme, le pôle ligneux tend à s'enfoncer vers le centre, appuyant sur les cellules vasculaires ligneuses dont la file rectiligne dans la radicule se replie sur elle-même, les cellules suivantes ayant une tendance plus ou moins accentuée à se grouper autour de la première. Tandis que les extrémités des files rayonnant à partir de ce centre vers les éléments libériens tendent, en même temps que ces éléments qui en forment les extrémités, à se déplacer vers le point d'où est émigré le pôle ligneux.

Troisième niveau. — Dans la base des cotylédons.

Stade 1. — Le pôle ligneux est séparé du péricycle non plus par une cellule, mais par deux ou trois, provenant d'un nouveau recloisonnement extrapolaire. Au lieu d'une seule cellule, il peut y en avoir plusieurs côte à côte, qui se divisent, et la division peut se faire non seulement tangentiellement, mais aussi radialement, et les cloisonnements radiaux sont plus nombreux près du péricycle, de sorte que le massif cellulaire ainsi formé prend la figure d'un triangle isocèle, dont une base est accolée au péricycle et l'angle opposé appuyé contre le pôle ligneux comprenant une seule cellule vasculaire à ce stade.

Le tube criblé est remonté jusqu'au delà du pôle ligneux, mais sans pourtant lui être superposé. Les files cellulaires ont suivi ce mouvement et se trouvent fortement infléchies du pôle ligneux vers le tube criblé. Près du pôle ligneux, les premières cellules sont plus ou moins serrées en groupe.

Stade 2. — Ne présente pas de changements, sauf dans le nombre des éléments. Les tubes criblés nouveaux se forment soit entre les deux premiers, soit en dehors.

Stade 3. — Des cellules vasculaires ligneuses se forment de plus en plus nombreuses. Les premières presque à la partie interne du demi-cylindre central, les autres suivant la direction des files cellulaires très infléchies vers l'extérieur à partir du pôle ligneux qui se disloque, s'écrase progressivement donnant un double faisceau ligneux dont les pointes semblent s'éloigner de plus en plus du pôle ligneux primitif.

Les tubes criblés forment une demi-couronne plus ou moins complète autour du faisceau ligneux.

A ce niveau, nous voyons donc se reproduire ce que nous avons déjà vu dans l'axe hypocotylé; mais, au lieu d'avoir comme point de départ une structure nettement alterne, nous partons d'une disposition se rapprochant beaucoup de la superposition. Le massif cellulaire provenant du cloisonnement de l'assise limite du cylindre central s'est accru radialement, mais a diminué d'importance tangentiellement. Le pôle ligneux formant de plus en plus pression sur les cellules vasculaires suivantes qui formaient une file dans la radicule, les force à se grouper en un faisceau qui joue le rôle de charnière par rapport aux cellules vasculaires ligneuses et aux files joignant le pôle ligneux au liber.

Les nouveaux tubes criblés se forment de part et d'autre du premier différencié pour former une demi-couronne autour du pôle ligneux.

Quatrième niveau. — Plus haut que le troisième niveau dans le cotylédon.

Stade 1. — La première cellule vasculaire ligneuse est arrivée à son maximum d'éloignement du péricycle en restant toujours sur le même diamètre. En outre, le demi-cylindre central s'est aplati et réduit latéralement pour s'allonger dans le sens radial. Le massif cellulaire provenant du péricycle s'est très réduit; il est souvent méconnaissable. Le tube criblé est à peu près en face de la cellule vasculaire ligneuse, réalisant la disposition superposée. Le pôle ligneux et le premier tube criblé sont donc, à ce moment, à peu de chose près, sur un même diamètre, celui qui est contenu dans le plan perpendiculaire au plan de contact des deux cotylédons.

Stade 2. — Ce stade offre un intérêt tout particulier. Les deux premiers tubes criblés sont rapprochés l'un de l'autre. On constate l'apparition de nouveaux tubes criblés. Les deux premiers ne sont séparés que par une cellule. Ces deux tubes criblés ne peuvent pas être plus rapprochés et ne laissent pas de place aux nouveaux pour se former ; ceux-ci gagnent alors à droite et à gauche des deux premiers symétriquement. Aucun tube criblé ne se forme à ce niveau dans la direction suivie par la différenciation dans la radicule, de sorte qu'on peut dire que les tubes criblés en alternance avec le pôle ligneux sont postérieurs aux tubes criblés superposés.

Stade 3. — Les choses ne font que s'accentuer; la demi-couronne de tubes criblés s'épaissit en direction centripète.

Les premières cellules vasculaires ligneuses se disloquent et sont écrasées. Les premiers tubes criblés sont écrasés par les nouvelles formations.

§ 2. — Comparaison des faits observés sur des séries de coupes de bas en haut à chacun des stades de développement.

Stade 1. — Si maintenant nous examinons ce qui se passe de bas en haut dans une plantule très jeune n'ayant encore dans toute sa longueur que deux éléments ligneux et deux éléments libériens, un par faisceau libéro-ligneux, au niveau le plus bas dans la radicule, sur lequel a lieu un commencement de différenciation, nous trouvons deux tubes criblés situés, comme nous l'avons dit, un à chacune des extrémités du diamètre contenu dans le plan de séparation des deux cotylédons. Les deux tubes criblés sont contre le péricycle et se forment par la différenciation d'une cloison à 45° environ dans une cellule bordant le péricycle.

A ce niveau n'existe pas encore trace de cellule vasculaire ligneuse.

A un niveau plus élevé apparaissent deux cellules vasculaires ligneuses aux extrémités d'un diamètre perpendiculaire à celui passant par les tubes criblés. Ces deux cellules vasculaires ligneuses se différencient par simple lignification de deux cellules adossées au péricycle. Elles font partie du parenchyme primitif, mais ne sont pas quelconques ; elles sont à l'origine des files cellulaires qui joignent le bois et le liber dans la suite du développement et forment pôle de différenciation. Les cellules du parenchyme obéissent à une disposition; elles forment à partir du pôle ligneux la figure du V ou d'un Y à ouverture dirigée vers le centre de la radicule.

Le liber ne change pas de position.

Dans l'axe hypocotylé, les deux tubes criblés s'écartent peu à peu l'un au-dessus, l'autre au-dessous des extrémités du diamètre occupées plus bas, en suivant la face interne du péricycle vers le point occupé dans la racine par le pôle ligneux. C'est que la région cellulaire diamétrale, située perpendiculairement au diamètre des pôles ligneux, entre en division vers les deux tubes criblés, les repoussant chacun d'un côté opposé.

Entre le péricycle et le pôle ligneux, on constate la présence de cellules parenchymateuses. La première cellule vasculaire ligneuse se trouve ainsi comme repoussée vers l'intérieur des tissus, pendant que le liber semble se déplacer en sens contraire de chaque côté et tangentiellement. Le reste des cellules non différenciées qui font partie de l'ensemble du faisceau libéro-ligneux est entraîné dans le mouvement, s'enfonçant par l'extrémité ligneuse et se relevant par l'extrémité libérienne.

Dans les cotylédons, le massif parenchymateux augmente d'importance dans le sens radial. Le pôle ligneux semble s'enfoncer davantage pendant que le liber tend de plus en plus de son côté à réaliser une disposition superposée. Les files cellulaires joignant le pôle ligneux au liber suivent ce mouvement d'enfoncement au centre et de relèvement à la périphérie.

Plus haut dans les cotylédons, le demi-cylindre central s'allonge radialement et s'amincit transversalement.

Le liber vient en superposition avec le bois.

Stade 2. — Ce stade ne présente d'intérêt que relativement à la marche de la différenciation des nouveaux tubes criblés et des nouvelles cellules vasculaires ligneuses.

Les niveaux inférieurs dans la radicule reproduisent ce que nous venons de voir dans le stade 1 ; mais à un niveau déterminé dans la radicule on voit apparaître une deuxième cellule vasculaire ligneuse à chaque pôle ligneux et en direction centripète, puis en s'élevant une troisième.

Des tubes criblés se différencient à partir de chacun des deux points initiaux d'apparition des premiers vers les pôles ligneux, en suivant le péricycle.

Dans l'axe hypocotylé, les cellules vasculaires ligneuses en files radiales dans la radicule se groupent peu à peu, se ramassent sur elles-mêmes, par suite de la poussée du massif cellulaire extrapolaire. L'ouverture de l'Y formé par les files cellulaires s'élargit en s'élevant; le retournement se produit comme précédemment ; le liber suit et même semble accélérer un peu son propre déplacement.

Dans les cotylédons le processus de retournement s'achève comme dans la plantule plus jeune. Il peut alors encore apparaître un ou deux tubes criblés entre les deux premiers différenciés ; mais il s'en différencie aussi en dehors, toujours contre le péricycle. Plus haut, il n'en apparaît plus qu'en dehors des deux premiers, les plus jeunes tendant à devenir de plus en plus alternes.

Stade 3. — Dans la radicule, on trouve vers l'extrémité les dispositions à deux cellules vasculaires ligneuses, et à deux tubes criblés. Puis le nombre des cellules vasculaires ligneuses augmente, à mesure qu'on s'élève vers l'axe hypocotylé, dans un sens centripète pour les cellules vasculaires ligneuses, vers le pôle ligneux en suivant la face interne du péricycle pour les tubes criblés. Les files cellulaires entre bois et liber sont toujours en forme d'Y à ouverture tournée vers le centre.

Plus haut encore dans la radicule, les cellules vasculaires ligneuses augmentent de nombre en suivant les files cellulaires, c'est-à-dire que, arrivées à proximité du centre, une bifurcation se produit, les cellules vasculaires ligneuses se forment de plus en plus latéralement et gagnent des files de plus en plus externes. Le liber continue sa différenciation vers le pôle ligneux.

Plus haut et toujours dans la radicule, la dislocation commence à se faire sentir sur les premières cellules vasculaires ligneuses et suit le sens de la différenciation de ces éléments ; il en est de même pour les tubes criblés.

Dans l'axe hypocotylé, les deux faisceaux libéro-ligneux se trouvent séparés par une bande de parenchyme figurant la coupe diamétrale d'une lentille biconcave. Les files cellulaires se dédoublent vers leurs extrémités libériennes, se moulent sur les bords de cette coupe, se trouvent rejetées vers la place occupée précédemment par le pôle ligneux, pendant que celui-ci, repoussé vers le centre, ramasse ses cellules vasculaires centripètes en un groupement plus ou moins compact qui se disloque de plus en plus, s'écrase au point de simuler un dédoublement du faisceau ligneux. Les tubes criblés suivent les files cellulaires et, comme le bois, se disloquent, s'écrasent à partir des premiers formés.

Dans les cotylédons, la dislocation ne laisse que des traces fragmentaires des premières cellules vasculaires ligneuses qui se trouvaient groupées autour du pôle ligneux dans les plantules plus jeunes, de sorte qu'il semble y avoir dédoublement complet en deux faisceaux ligneux dont la rotation s'achève plus haut, avec le relèvement complet des files qui ont donné naissance aux cellules vasculaires ligneuses.

§ 3. — Comparaison des faits observés sur des coupes longitudinales à des stades de développement de plus en plus avancés.

Dans les plantules qui ne possèdent qu'un vaisseau ligneux et un vaisseau libérien, on voit le vaisseau ligneux accolé au péricycle dans la radicule et l'axe hypocotylé s'enfoncer peu à peu dans l'intérieur du cylindre central à mesure qu'on s'élève dans le cotylédon, et cette migration vers l'intérieur du cylindre central se fait sur un espace restreint de la longueur du vaisseau, de sorte qu'une ou deux cellules vasculaires ligneuses seulement y prennent part.

Le vaisseau libérien est toujours accolé au péricycle d'un bout à l'autre de la plantule. Dans la radicule, il se trouve, comme nous l'avons déjà dit, situé à l'extrémité du diamètre perpendiculaire à celui passant par les deux pôles ligneux. Arrivé dans l'axe hypocotylé, vers la partie supérieure, il se couche plus ou moins obliquement en suivant la face interne du péricycle et décrit ainsi un quart de circonférence, de sorte que, dans le cotylédon, il se trouve être parallèle au vaisseau ligneux et sur le même diamètre, ou à peu près, que celui-ci, réalisant la disposition superposée.

Dans une plantule possédant plusieurs vaisseaux ligneux on voit dans la radicule ces vaisseaux ligneux en file centripète. Lorsqu'on s'élève, le premier vaisseau ligneux suit le même parcours que nous venons de décrire. Les autres vaisseaux ligneux, arrivés dans l'axe hypocotylé, se tassent autour du premier débordant plus ou moins de côté, en continuant à s'élever, et même les derniers différenciés se trouvent de plus en plus externes relativement au premier.

Ces plantules, dans un état de germination déjà relativement plus âgées que celles précédemment décrites, présentent un commencement très net d'étirement des premiers vaisseaux ligneux différenciés. Alors qu'à l'état très jeune, où il n'y a qu'un vaisseau ligneux, les spires qui l'entourent se trouvent très serrées les unes contre les autres, dans les plantules dont nous parlons maintenant ces spires sont plus ou moins relâchées, distendues ou même étirées à tel point que, de place en place, elles sont brisées, et l'on trouve ainsi tous les passages entre les vaisseaux à spire serrée, à spire distendue, annelés-spiralés et enfin annelés.

§ 4. — **Comparaison des faits observés chez : « Urtica », « Lamium », « Carum », « Cucurbita », « Cucumis » et « Helianthus » avec ceux observés chez les Véroniques.**

Nous n'avons comparé jusqu'ici entre eux que les résultats de nos observations chez des espèces du genre *Veronica*. Nous ne pouvons évidemment pas généraliser les conclusions que nous tirons de l'étude de l'ontogénie d'espèces d'un seul genre. Pour donner plus de généralité à nos conclusions, nous les comparerons aux faits que nous avons pu observer dans des espèces de quelques autres familles.

Pour quelques-unes d'entre elles : *Urtica*, *Lamium*, *Carum*, le type de l'évolution ontogénique de *Veronica* est reproduit sans variations appréciables. Il n'en est pas de même pour *Cucurbita* et *Cucumis*. Les plantules de ces espèces présentent un type d'évolution tout particulier du faisceau ligneux.

Les premières formations radiculaires des plantules sont les mêmes que dans les autres espèces étudiées, mais, à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé, on voit le faisceau ligneux se fragmenter en trois et même quatre masses vasculaires. Si l'on suit le sort de chacune d'elles jusque dans le cotylédon, on constate que peu à peu la masse polaire centrale cesse la différenciation de ses éléments et disparaît même complètement ; seules subsistent les masses latérales, et encore seulement les dernières cellules vasculaires différenciées.

La cessation de différenciation se fait dans le même sens que la dislocation et l'écrasement que nous avons constatés chez le *Veronica*, c'est-à-dire en s'éloignant progressivement du pôle ligneux pour les cellules vasculaires ligneuses, en suivant leur ordre de différenciation.

Chez l'*Helianthus*, le faisceau ligneux se fragmente aussi en trois masses ; mais nous n'avons pas vu la cessation de différenciation basifuge vasculaire ligneuse observ é edans le *Cucumis* et le *Cucurbita*. Un fait particulier se produit dans la différenciation ligneuse. Le faisceau ligneux semble avoir pour origine trois pôles, de sorte qu'apparaissent d'abord les cellules vasculaires ligneuses alternes et les cellules superposées latérales, puis ensuite les cellules vasculaires ligneuses intermédiaires contrairement à l'ordre accoutumé.

Mais, quelle que soit l'espèce à laquelle nous nous adressions, dans toutes, sans exception, nous voyons les files cellulaires du pôle ligneux au liber, et ces éléments eux-mêmes former, comme chez *Veronica*, un V ou un Y à ouverture orientée vers le centre dans la radicule, s'orienter peu à peu en sens inverse en passant de la radicule dans l'axe hypocotylé et dans le cotylédon. L'on y trouve aussi les mêmes dislocations et les mêmes écrasements vasculaires.

Dans le cas où deux files vasculaires ligneuses divergent en V à partir du pôle ligneux, il n'y a pas groupement des premières cellules vasculaires dans l'axe hypocotylé ; le faisceau ligneux s'ouvre peu à peu et prend l'orientation inverse en passant dans le cotylédon. Il en est ainsi dans l'*Helianthus*.

CHAPITRE III

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION DES FAITS OBSERVÉS

Nous avons observé les faits dans des plantules du genre *Veronica*, dans l'*Helianthus annuus*, l'*Urtica pilulifera*, le *Lamium amplexicaule*, le *Carum Carvi*, le *Cucumis dipsaceus*, le *Cucurbita maxima*. Nous allons voir de façon générale les conséquences que nous devons en tirer, pour le passage de la disposition alterne propre à la racine, à la disposition superposée réalisée actuellement dans la feuille, ou plutôt le cotylédon, en prenant la racine comme point de départ.

Maintenant que nous sommes en possession des faits précis sur lesquels ont porté nos observations dans les plantules précitées, nous pourrons apporter aux questions que les théories exposées ont laissées en suspens, ainsi que nous l'avons montré dans le premier chapitre du présent travail, les solutions qu'elles comportent.

Nous rappellerons brièvement ces questions, auxquelles nous répondrons par l'exposé de nos propres observations (qui même les dépassent), dont nous discuterons la valeur démonstrative. Étant bien compris évidemment que nous ne nous engageons, par les solutions présentées, que dans le cadre même de nos observations effectives, sans préjuger des autres faits, qui peuvent permettre d'établir les lois générales du passage des faisceaux libéro-ligneux de la racine à la tige dans l'ensemble des Dicotylédones.

Les trois questions principales auxquelles se rattachent toutes les autres que nous aurons à résoudre sont les suivantes :

1° Quelle est l'origine et le rôle du parenchyme interposé entre l'assise limite du cylindre central et le pôle ligneux ?

2° Y a-t-il dédoublement et rotation du faisceau libéroligneux à son passage de la racine dans la tige ?

3° Et par conséquence : le faisceau libéro-ligneux du cotylédon est-il identique dans sa composition avec le faisceau radiculaire ?

Comme il y a compénétration de ces différentes questions, nous ne pouvons pas en faire les titres des paragraphes qui vont suivre. Nous adopterons deux grandes divisions naturelles de notre étude des faits, en discutant ceux fournis par les coupes transversales, puis ceux fournis par les coupes longitudinales.

Première partie : *Discussion des faits fournis par les coupes transversales.* — Des trois questions que nous nous posons, la première domine évidemment les deux autres, au moins en ce qui concerne la rotation du faisceau et son identité dans la radicule et le cotylédon.

Devons-nous admettre, avec les partisans de la torsion, qu'entre le pôle ligneux et le péricycle, des formations nouvelles phylogéniquement prennent naissance aux dépens de cette dernière assise, ou, avec M. G. Chauveaud, un recul dans la différenciation des vaisseaux ligneux et de bas en haut ? Telle est la première question que nous essayerons de résoudre, puisque les partisans de la rotation l'ont laissée entière, bien qu'elle ait été l'objet d'un long débat dans le cours de la seconde moitié du siècle dernier et le commencement de celui-ci.

D'après Ph. van Tieghem, en effet, les cellules péricambiales donnent naissance aux ponts cambiaux interfasciculaires (1).

R. Gérard nie formellement qu'il en soit ainsi dans la tige et particulièrement pour ce qui nous intéresse dans les plantules au passage de la racine à la tige. « Je ne crois pas qu'il en soit ainsi, dit-il; j'ai suivi plusieurs fois la formation du cambium dans la tige et l'axe hypocotylé; le péricambium n'y jouait aucun rôle. » Or, Gérard faisait ces observations dans des plantules assez jeunes déjà, ce que n'avait pas fait van Tieghem (1).

---

(1) Ph. van Tieghem, Canaux sécréteurs des plantes (*Ann. Sc. Nat.*, 5e série, t. XVI, 1872, p. 112).

Au contraire, dans un travail général sur le péricycle des Phanérogames, Morot vérifie l'opinion émise par van Tieghem non seulement dans la racine, mais aussi dans la tige. Mais il ne dit rien sur le fonctionnement de l'assise péricyclique dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

Et l'on arrive ainsi à M. G. Bonnier, dont deux notes parues en 1900 (*C. R. Acad. Sc.*) parlent du rôle probable joué par le péricycle dans l'axe hypocotylé. Nous disons probable, parce que M. G. Bonnier n'a pas étudié spécialement ce rôle. Comparant seulement la structure tige à la structure racine, il en a tiré cette conclusion hypothétique, dont nous montrerons l'exactitude, que les tissus parenchymateux intercalés entre le péricycle de la tige et les pôles ligneux proviennent originairement de cette assise qui proliférerait au point de donner lieu en partie aux rayons médullaires de la tige.

M. G. Chauveaud et nous-même avons contesté *a priori* la valeur de lois à ces hypothèses sur l'origine et le rôle du parenchyme extrapolaire, en montrant que les plantules trop âgées qui avaient été utilisées même par R. Gérard ne pouvaient fournir la preuve démonstrative des explications avancées. M. Chauveaud les a repoussées comme contraires aux faits ; nous nous sommes contenté de leur conserver seulement leur caractère hypothétique, car la preuve apportée par M. G. Chauveaud n'emporte pas la conviction. Cette preuve, — à savoir que, de bas en haut, à un état de croissance très jeune encore, les premiers vaisseaux se disloquent dans l'ordre d'apparition, se résorbent ou cessent dans le même ordre de se différencier à partir d'une certaine hauteur ; que, par conséquent, là où l'on ne voit pas les premiers vaisseaux ligneux disposés suivant la forme primitive conservée dans la racine, il y a, non pas repoussement vers le centre du cylindre central, mais non-différenciation des éléments manquants, de sorte que le tissu considéré n'est que du parenchyme vasculaire libéro-ligneux avorté, — cette preuve est elle-même hypothétique.

---

(1) R. Gérard, Passage de la racine à la tige (*Ann. Sc., nat.* 6e série, t. XI, 1881, p. 296).

La question reste donc bien entière et circonscrit nos observations dans la région située entre le pôle ligneux et le péricycle.

Nous passerons en revue rapidement les faits que nous avons signalés dans toutes les plantules étudiées. Et nous verrons l'opinion déterminée qu'il y a lieu de nous former au sujet de l'origine et du rôle du parenchyme extrapolaire.

§ 1. — Origine du parenchyme extrapolaire chez les Véroniques.

Stade 0. — **Veronica incisa.** — La coupe faite dans le cotylédon, avant toute différenciation vasculaire libérienne ou ligneuse, nous permet de surprendre manifestement une cellule du péricycle en voie de cloisonnement tangentiel. Cette cellule, dont la cloison est encore extrêmement ténue, en voie de différenciation, est située en face du pôle ligneux futur. Nous pouvons constater, en outre, que l'ensemble des deux cellules provenant de ce dédoublement n'est pas plus grand que la plupart des autres cellules du péricycle, du demi-cylindre central cotylédonaire, les cellules filles ne sont qu'à leur début. En cas de croissance des deux cellules filles, une pression serait exercée sur les formations procambiales du demi-cylindre central cotylédonaire. L'absence de toute différenciation vasculaire ne nous permet pas de tirer d'autres conclusions de ce fait, mais il est bon d'insister sur ceci que la pression est exercée sur le centre initial du faisceau ligneux futur.

Stade 1. — **Veronica Beccabunga**. — Sur la figure 8, la seule cellule vasculaire ligneuse différenciée dans la portion supérieure de la figure est située contre le péricycle. Elle est adjacente à deux de ses cellules. La cellule de gauche présente une cloison tangentielle qui la divise en deux cellules filles. Nous disons que c'est la cellule du péricycle qui s'est cloisonnée parce que, possédant la série des coupes très minces (3 μ 1/2 environ), nous pouvons suivre chaque cellule vasculaire ligneuse dans sa longueur et constater le passage dans chaque vaisseau ligneux d'une cellule vasculaire ligneuse, à la suivante, soit qu'elle se termine en biseau, soit qu'elle se termine par une cloison perpendiculaire à sa plus grande dimension, auquel cas elle apparaît nettement avec ses ornements. Or, la cellule vasculaire ligneuse, observée, celle-là et non une autre, est juxtaposée au péricycle unicellulaire dans les coupes inférieures ; donc la cloison observée ne peut se produire que dans la cellule péricyclique.

Figure 9. — Les cellules ont grandi, et la cellule péricyclique voisine s'est cloisonnée à son tour. Deux cellules vasculaires ligneuses sont différenciées à cette hauteur.

Figure 10. — Nous trouvons les deux mêmes cellules vasculaires ligneuses. Un nouveau cloisonnement est apparu tangentiellement. Il ne peut donc y avoir de doute sur son origine péricyclique, au moins extrapolaire, puisque de la figure 9 à la figure 10 il n'y a pas de discontinuité dans les cellules vasculaires lignifiées, et que, même sur la figure 10, la première cellule vasculaire ligneuse est identique, non seulement à celle de la figure 9, mais aussi de la figure 8.

Ainsi les deux cellules nouvelles parenchymateuses observées entre la figure 8 et la figure 10 se sont bien différenciées extérieurement au pôle ligneux et aux dépens des cellules du péricycle.

Stade 2. — **Veronica offinalis**. — Dans les figures 34 et 35, la cellule vasculaire ligneuse est identique. Une nouvelle cellule parenchymateuse apparaît en dehors du pôle ligneux ; son origine ne fait donc pas de doute : elle naît de l'assise péricyclique.

Stade 3. — **Veronica hederæfolia**. — Dans les figures 19 et 20, en face du pôle ligneux plus ou moins écrasé, le péricycle commence à se cloisonner. En même temps la zone cambiale s'établit autour du faisceau ligneux, entre celui-ci et le liber. Ces coupes faites dans la radicule nous permettent de constater que les recloisonnements de l'assise péricyclique gagnent de haut en bas, des cotylédons et de l'axe hypocotylé vers la racine. En outre, ces cloisonnements, d'abord localisés en face du pôle ligneux, s'étendent tangentiellement et diminuent d'importance radiale; ils sont l'origine de la zone cambiale.

Dans les figures 21 et 22, faites à travers l'axe hypocotylé; les cloisonnements prennent une importance de plus en plus considérable en face des pôles ligneux et prennent le pas sur les cloisonnements cambiaux.

La figure 23, dans le cotylédon, montre que les cloisonnements en face des pôles ligneux prennent une importance radiale considérable, tandis que diminuent de nombre ceux de la zone cambiale.

§ 2. — Origine du parenchyme extrapolaire dans les autres plantules étudiées.

Urtica pilulifera. — La coupe 4, non figurée, montre trois cellules vasculaires ligneuses, dont la première n'est séparée du péricycle que par une cellule parenchymateuse. Sur les figures 41 et 42, nous pouvons suivre les trois cellules vasculaires. Il y a donc identité; or des cloisons sont différenciées entre le pôle ligneux et le péricycle donnant deux rangées de cellules. Il n'y a pas de doute que le recloisonnement ait eu lieu en dehors du pôle ligneux. Dans la figure 43, le massif parenchymateux extrapolaire a encore augmenté d'importance.

Lamium amplexicaule. — Sur les figures 47 à 51, le péricycle ne donne qu'un ou deux cloisonnements. Il faut arriver jusqu'à la figure 52 pour trouver des cloisonnements assez considérables, et encore faut-il aussi constater ce fait qu'une zone cambiale est en voie de différenciation entre les deux groupes libériens et le faisceau ligneux, de sorte que les productions secondaires ont une égale importance autour du faisceau ligneux du demi-cylindre central cotylédonaire.

Carum Carvi. — Dans la figure 53, le premier vaisseau ligneux non encore lignifié est accolé au péricycle. La figure 54 montre le vaisseau ligneux bien différencié dans le cotylédon, mais il est séparé du péricycle par un massif parenchymateux en coin bien différencié formé de cellules relativement grandes.

N'ayant pas suivi le développement, chez l'*Helianthus*, le *Cucumis*, le *Cucurbita*, du parenchyme extrapolaire, c'est seulement un raisonnement par analogie qui nous fait adopter comme probable son origine dans l'assise péricyclique extérieurement au pôle ligneux.

En résumé donc, on voit, lorsqu'on examine des plantules très jeunes, les formations parenchymateuses extrapolaires prendre naissance aux dépens d'un pôle de différenciation adjacent au pôle ligneux et descendre très peu dans l'axe hypocotylé, tandis que, dans des plantules de plus en plus âgées, ces cloisonnements se propagent de haut en bas dans l'assise péricyclique et donnent l'amorce de la zone cambiale. Si bien qu'à un état de développement assez avancé on ne distingue plus guère où ont commencé les cloisonnements. Ces cloisonnements ont donc dans l'axe hypocotylé une précocité remarquable et d'autant plus grande qu'on s'élève davantage dans le cotylédon; mais, dans le cotylédon, on constate que l'extension maxima est dans le sens radial au lieu d'être dirigée surtout tangentiellement comme dans la partie supérieure de l'axe hypocotylé.

§ 3. — Accélération basifuge de la différenciation du parenchyme secondaire.

Nous sommes maintenant en droit de considérer comme prouvée l'hypothèse avancée par les partisans de la théorie de la rotation du faisceau libéro-ligneux passant de la radicule dans la tige. Entre le pôle ligneux et le péricycle se différencie un massif parenchymateux formé aux dépens de l'assise péricyclique et appuyé par sa pointe contre le pôle ligneux.

Nous sommes de plus amenés à ces constatations :

1° Le parenchyme extrapolaire sert d'amorce à la constitution de la zone cambiale, qui donnera en direction centrifuge le bois secondaire, en direction centripète le liber secondaire ;

2° L'importance de l'extension de la masse parenchymateuse dans le sens radial est d'autant plus considérable, avant toute formation secondaire, que l'on s'éloigne de la racine en gagnant l'axe hypocotylé et le cotylédon.

Par contre, l'extension tangentielle de cette masse, après avoir crû jusqu'à son maximum, lorsqu'on passe de la racine à l'axe hypocotylé, décroît lorsqu'on s'élève dans le cotylédon pour se réduire la plupart du temps à une ou deux files radiales de cellules plus ou moins noyées dans le reste des tissus.

Nous retrouvons donc ainsi, mais sous une forme différente, la théorie de M. G. Chauveaud sur l'accélération basifuge du développement.

Si nous comparons ce qui se passe dans les plantes actuelles à ce qui a lieu dans les plantes paléozoïques, nous voyons que ces formations n'existent que dans les plantes actuelles, que le massif ainsi développé n'est nullement de formation primitive, qu'il est en quelque sorte un intrus dans les formations primaires du faisceau libéro-ligneux de l'axe hypocotylé et du cotylédon, qu'il doit être considéré à part et comme postérieur, sinon ontologiquement parlant, au moins phylogéniquement. Que même, si nous le considérons dans ses rapports avec la zone cambiale au moment où elle commence à se différencier autour des faisceaux ligneux et en dedans des faisceaux libériens, il est impossible de le distinguer de cette dernière, qu'en un mot il fait corps avec elle, qu'elle n'est que son extension tangentielle dans le cotylédon, l'axe hypocotylé et la radicule, où elle est en même temps son extension de haut en bas. De ces considérations, une conclusion s'ensuit : c'est que le massif parenchymateux considéré est, au même titre que les autres formations cambiales, de nature secondaire. D'ailleurs, de même que ces formations, il donne des vaisseaux libériens et ligneux, arrivé à un certain état de différenciation.

Enfin, au moins chez le *Veronica incisa*, nous pouvons affirmer que ces formations sont extrêmement précoces, puisqu'elles commencent à se montrer alors qu'il n'y a aucune différenciation vasculaire libéro-ligneuse.

Chez le *Lamium amplexicaule*, elles sont au contraire très réduites, tardives, et localisées seulement dans le cotylédon à une certaine distance de la base, où elles apparaissent alors qu'une zone cambiale est en voie de formation.

§ 4. — Causes de l'inversion du faisceau libéro-ligneux en passant de la racine au cotylédon par l'axe hypocotylé.

Ces causes sont de deux sortes, extrinsèque et intrinsèque.

A. Cause extrinsèque. — Par cette cause, nous entendons l'influence mécanique étrangère subie par les formations libériennes et ligneuses à leur passage de la racine dans l'axe hypocotylé et le cotylédon.

En ne tenant compte que des plantules que nous avons étudiées, cette influence se traduit de trois manières différentes, non par le principe qui est le même pour toutes, mais au moins par la forme.

Rous verrons cette influence chez l'*Helianthus*, chez les *Veronica*, chez le *Cucumis* successivement.

1° **Helianthus**. — Dans le type *Helianthus*, le large V formé par les deux files de vaisseaux ligneux à partir du pôle ligneux, dont l'ouverture dans la radicule est tournée vers l'intérieur, subissant sur sa pointe une pression de la part du massif engendré par les cloisonnements extrapolaires de l'assise péricyclique, se retourne graduellement à mesure qu'on s'élève dans la tige hypocotylée et les cotylédons, entraînant à chacune de ses extrémités les faisceaux libériens.

Dans ce cas, le mode de retournement est simple ; l'inversion se fait sans aucune espèce de complication.

2° **Veronica**. — Dans le cas du *Veronica*, les choses se trouvent quelque peu compliquées, par ce fait que les files vasculaires ne divergent pas immédiatement à partir du pôle ligneux.

L'une des objections opposées à la théorie de la torsion vasculaire par M. G. Chauveaud s'appuie sur cette idée qu'il est impossible d'imaginer un cloisonnement séparant en deux radialement la file vasculaire ligneuse simple jusqu'à sa bifurcation. De fait, il n'y a pas division en deux lames de la file unique.

Mais nous avons vu que le massif parenchymateux extrapolaire se développe aux dépens du péricycle contre le pôle ligneux. De ce fait toute la file ligneuse se trouve comprimée dans le sens du rayon, les vaisseaux ligneux se ramassent sur eux-mêmes, se groupent au centre du faisceau ligneux, et à partir de là nous retrouvons le premier cas énoncé pour l'*Helianthus*. Le retournement des deux files ligneuses se fait de même sorte que précédemment, mais avec un groupe de vaisseaux ligneux comme charnière au lieu d'un seul.

Remarque. — Passant de la racine aux cotylédons, il y a réduction du développement des files vasculaires ligneuses, réduction qui, chez le *Veronica*, ne porte jamais sur les premiers vaisseaux ligneux. Cette réduction porte non seulement sur les files vasculaires suivant leur longueur, mais aussi sur leur nombre.

3° **Cucumis.** — Dans le cas du *Cucumis*, nous retrouvons le cas des *Veronica* : une file vasculaire ligneuse à partir du pôle ligneux dans la radicule. Mais une nouvelle complication se produit ; le massif parenchymateux extrapolaire présente une différenciation tellement considérable qu'il bouscule littéralement et de façon brusque le pôle ligneux; il le disloque, le traverse et vient se mettre en contact avec la moelle.

Cette pression du massif extrapolaire dans les trois cas envisagés doit entrer aussi probablement en ligne de compte dans l'écrasement des vaisseaux libériens et ligneux. Un fait plaide en faveur de cette hypothèse ; chez les plantes paléozoïques où la structure alterne persiste en même temps que les autres dispositions, les premiers vaisseaux ligneux ne se trouvent pas écrasés, et le massif extrapolaire n'existe pas. Nous verrons qu'il y a une autre raison, celle-là très nettement établie, de la dislocation des premiers vaisseaux ligneux.

B. DIFFÉRENCIATION DU LIBER ET CAUSE INTRINSÈQUE D'INVERSION DU FAISCEAU LIBÉRO-LIGNEUX. — 1° *Différenciation du liber chez le « Veronica ».* — Comme nous venons de le voir, les premiers vaisseaux libériens suivent dans leur flexion les files cellulaires qui les joignent au pôle ligneux; nous verrons même ultérieurement qu'ils accentuent leur mouvement relatif par un procédé spécial. Leur différenciation chez *Veronica* présente un intérêt tout particulier.

Les deux premiers tubes criblés situés dans la radicule, chacun à l'extrémité du diamètre compris dans le plan de contact des cotylédons, prennent, dans l'axe hypocotylé, une position asymétrique l'un par rapport à l'autre ; l'un se déplaçant de sa position première vers la gauche, l'autre vers la droite pour venir, chacun dans le cotylédon auquel il appartient, se placer à peu près à l'extrémité du diamètre passant par les pôles ligneux. De sorte qu'ils accomplissent un quart de tour sur la circonférence limitant le cylindre central.

Cette dissymétrie observée chez toutes les plantules très jeunes de *Veronica* cesse lorsque apparaît le deuxième tube criblé.

Alors se présente un autre fait digne de remarque. Observons ce qui se passe en prenant comme point de départ les quatre premiers tubes criblés apparus dans la radicule et le cotylédon.

Dans la racine : nous voyons apparaître les nouveaux tubes criblés entre le pôle libérien et le pôle ligneux successivement en partant du pôle libérien pour aller rejoindre le pôle ligneux, de telle sorte que le plus jeune tube criblé comme différenciation est en même temps le plus rapproché du pôle ligneux en suivant le péricycle auquel les tubes criblés sont juxtaposés.

Dans le cotylédon : le premier tube criblé est superposé à la première cellule vasculaire ligneuse. Les nouveaux tubes criblés se différencient toujours suivant le péricycle, mais en sens exactement inverse de celui observé dans la radicule.

Nous citerons comme exemple typique les coupes sériées de *Veronica officinalis*. Mais, sans même observer le fait sur les coupes, il est évident *a priori*. Considérant le commencement et la fin de la différenciation du faisceau libéro-ligneux primaire, nous voyons le premier tube criblé radiculaire à égale distance des deux pôles ligneux, il leur est superposé dans le cotylédon. Or, lorsque la différenciation libéro-ligneuse est achevée, il existe une couronne libérienne complète; donc dans la radicule, la différenciation se fait du pôle libérien vers le pôle ligneux et inversement dans le cotylédon à partir des extrémités du diamètre perpendiculaire à celui situé dans le plan de contact des cotylédons vers les extrémités de ce dernier avec les intermédiaires entre les deux modes de différenciation, lorsqu'on remonte de la radicule dans le cotylédon.

Si donc maintenant nous considérons le faisceau du cotylédon dans son ensemble, la première cellule vasculaire ligneuse et le premier tube criblé sont superposés chez les *Veronica.* Si, toujours au même niveau, nous prenons seulement le bois et les deux tubes criblés différenciés les derniers, nous obtenons une disposition alterne presque typique, mais évidemment le bois reste appliqué contre le bord interne du demi-cylindre central du cotylédon.

Fait intéressant à noter, les premiers tubes criblés sont alternes dans la radicule, intermédiaire dans l'axe hypocotylé et superposés dans les cotylédons; la série des coupes transversales montre qu'il y a continuité absolue dans ces deux premières files de tubes criblés. Les autres tubes criblés sont ou tendent à devenir superposés dans la radicule et alternes dans les cotylédons, mais ils sont sans continuité entre eux. Les deux premières files criblées marquent la limite entre les tubes criblés inférieurs et les tubes criblés supérieurs.

Chez l'*Urtica* et le *Carum*, il est probable que les choses se passent de même sorte en ce qui concerne la différenciation du liber. Nous n'avons pas fait de coupes dans des plantules assez jeunes pour observer une symétrie ou asymétrie originelle.

2° *Inversion du dédoublement des files de conjonction du pôle ligneux au liber.* — Si nous considérons une coupe faite dans une radicule de Véronique, par exemple dans le *V. officinalis*, nous constatons sur une coupe non figurée, dans la radicule, que les cellules divergent régulièrement à partir du pôle ligneux vers le tube criblé. Il existe deux files de conjonction principales : l'une, partant du pôle ligneux, s'enfonce vers le centre de la radicule, bifurque, et chacune des deux bifurcations s'infléchit, se relève et va rejoindre le tube criblé correspondant; une deuxième file suit l'assise péricyclique en la doublant et aboutit au même tube criblé. Dans le cotylédon, les branches de la bifurcation se sont infléchies suivant le tube criblé dans son déplacement; il semble qu'il y a eu réduction de la file accolée au péricycle allant du pôle ligneux au pôle libérien, en tout cas il y a évidemment dédoublement de l'autre file vers l'extérieur et à son extrémité. Le cylindre central est trop peu développé chez les Véroniques pour fournir de bons exemples ; chez le *Veronica hederæfolia*, où il est assez grand, nous n'avons de coupes que dans des plantules âgées.

Mais, si les coupes des *Veronica* ne peuvent nous donner des preuves rigoureusement démonstratives, chez le *Carum Carvi* le phénomène, beaucoup plus accentué, peut nous en fournir. La radicule présente des files bien nettes divergeant à partir du futur pôle ligneux : l'une appliquée contre le péricycle, l'autre centripète traverse le cylindre centrale bifurqué, et toutes deux aboutissent au premier tube criblé. Le cotylédon montre un pôle ligneux à un seul vaisseau et deux tubes criblés en alternance avec le vaisseau ligneux. Sur le côté droit de la figure, on voit bien qu'il y a eu réduction des files comprises entre les deux que nous avons considérées ; par contre, il s'en est différencié quelques autres en sens inverse par dédoublement de la branche de bifurcation du côté externe. Sur le côté droit de la figure, il est visible que la file doublant l'assise péricyclique a été repoussée et enfoncée en suivant le vaisseau ligneux dans sa migration. La file provenant de la bifurcation s'est dédoublée vers l'extérieur du faisceau ; il en est de même à gauche, mais avec un peu de retard.

Chez l'*Urtica pilulifera*, il en est de même peut-être encore plus nettement. Chez le *Cucumis dipsaceus*, nous ne savons pas comment se comporte le faisceau, au point de vue présentement envisagé, n'ayant pas observé des plantules assez jeunes.

Quoi qu'il en soit, dans les plantules que nous avons étudiées aux stades assez jeunes, la preuve peut être faite de façon différente de celle que nous venons d'exposer. Il semble certain que les différenciations vasculaires ligneuses ou libériennes indiquent dans le parenchyme du cylindre central, là où elles se produisent, l'ordre de succession dans le temps de la naissance des cellules des tissus. Or nous avons vu que le tube criblé occupe toutes les positions dans le faisceau libéro-ligneux, depuis celle de la radicule jusqu'à celle qu'il occupe dans le cotylédon; dans chacune des positions extrêmes, il est relié au pôle ligneux par une file de cellules ; il est logique de penser que, dans la radicule, les files cellulaires, pour leur partie libérienne, sont de plus en plus jeunes en se rapprochant du pôle ligneux à partir du pôle libérien, puisque leurs extrémités différencient la suite des tubes criblés dans cet ordre. Dans le cotylédon, le fait inverse se produisant, on doit en tirer la conclusion inverse. Le premier vaisseau libérien occupant, de la racine au cotylédon, successivement toutes les positions entre l'alternance et la superposition, il faut conclure aux développements intermédiaires des files entre le développement observé dans la racine et le développement dans le cotylédon.

Ce fait du dédoublement externe et de la réduction numérique des files internes accélère le passage, longitudinalement, de la disposition alterne radiculaire à la disposition superposée cotylédonaire et réduit en même temps le nombre des éléments qu'on doit regarder comme identiques dans les deux membres de la plantule, radicule et cotylédons.

§ 5. — Dédoublement des faisceaux libéro-ligneux.

A. Dédoublement du faisceau ligneux. — Maintenant que nous savons ce qu'il faut penser de l'inversion et de l'identité du faisceau libéro-ligneux passant de la racine à la tige et au cotylédon, nous allons examiner rapidement le dédoublement de ce faisceau sur le même parcours :

1° *Dédoublement chez le « Veronica »*. — Par dislocation et écrasement. Un simple coup d'œil jeté sur une série de coupes transversales d'une plantule jeune suffit à prouver surabondamment qu'il n'existe pas trace de dédoublement, de même d'ailleurs que chez *Lamium*, *Urtica* et *Carum*.

Sur une série assez âgée, il semble au contraire exister, mais un examen attentif montre immédiatement qu'on se trouve seulement en présence d'une apparence de dédoublement dû à la dislocation du pôle ligneux, à l'écrasement progressif de ses éléments dans leur ordre d'apparition d'une part, et cela, d'autre part, d'autant plus rapidement qu'on s'élève dans le cotylédon, exactement comme M. G. Chauveaud l'a montré.

2° *Dédoublement chez le « Cucumis ».* — Par non-différenciation. Chez le *Cucumis dipsaceus*, les choses sont plus compliquées. Le faisceau ligneuxradiculaire se fragmente en trois ou quatre groupes sans pour cela qu'il y ait dislocation, écrasement d'éléments vasculaires. Les vaisseaux ligneux cessent de se différencier progressivement à mesure qu'on s'élève dans l'axe hypocotylé et le cotylédon suivant leur ordre d'apparition dans le faisceau radiculaire. C'est encore ce que M. G. Chauveaud a observé; nous n'avons rien à y ajouter.

B. DÉDOUBLEMENT DU FAISCEAU LIBÉRIEN. — 1° *Dédoublement chez le « Veronica ».* — Chaque faisceau libérien se dédouble, passe dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, s'appauvrissant rapidement en vaisseaux radiculaires du côté interne au moment du passage dans l'axe hypocotylé et s'enrichissant au contraire du côté externe de nouveaux vaisseaux libériens cotylédonaires. En haut, il ne reste que deux vaisseaux radiculaires.

Aux stades très jeunes, il y a identité entre les deux parties du faisceau.

2° Chez le *Cucumis*, nous n'avons qu'une série relativement âgée : le faisceau se dédouble, chaque moitié tourne sur elle-même, entraînant le bois accolé à sa portion interne.

§ 6. — Comparaison des observations sur les coupes de plantes actuelles et paléozoïques.

Si nous comparons la figure 52 du *Lamium amplexicaule* avec la figure 90 du *Poroxylon Edwarsii* (p. 238 de l'ouvrage de M. G. Chauveaud sur l'*Appareil conducteur des plantes vasculaires*), nous sommes immédiatement frappés par la ressemblance que présentent ces deux coupes de faisceaux ligneux. Hormis la courbure de la zone cambiale dans le *Lamium amplexicaule*, due à la forme très arquée qu'elle prend nécessairement dans le cotylédon, elle est la copie exacte de celle du *Poroxylon Edwarsii.* En effet, il est visible que l'apparition de la zone cambiale s'est faite également entre le liber primaire, l'assise péricyclique et le bois primaire ; or, dans la figure 52 du *Lamium*, la zone cambiale présente cette régularité autour du faisceau ligneux, elle n'est pas touchée par l'accélération basifuge que nous avons constatée dans la plupart des autres cas.

La seule différence entre le *Poroxylon* et le *Lamium* serait la conservation des formations primaires chez le premier et leur dislocation chez le *Lamium*, si nous prenions une plantule plus âgée.

Nous pouvons en conclure que la différence réelle entre le faisceau primaire des plantes paléozoïques et celui des plantules que nous avons étudiées ne consiste pas dans la non-différenciation en général des premiers vaisseaux ligneux, mais dans le repoussement du faisceau primaire par la différenciation d'un massif parenchymateux extrapolaire à développement basifuge, qui est l'amorce de la zone cambiale.

Si nous comparons le *Lamium* et le *Veronica*, nous constatons que le faisceau ligneux primaire du *Lamium* est développé au maximum dans le cotylédon, tandis que dans le *Veronica* se manifeste une tendance à la réduction des formations primaires, non pas en suivant l'ordre d'apparition de ces éléments dans la radicule, mais en sens inverse. Les premiers vaisseaux ligneux se forment toujours, la réduction porte sur les suivants. L'apparition, l'extension de la zone cambiale, surtout dans sa partie extrapolaire, devient de plus en plus précoce à mesure qu'on s'élève.

Enfin, chez le *Cucumis*, la réduction, au contraire, se présente telle que la décrit M. G. Chauveaud. La différenciation cesse progressivement à partir du pôle ligneux et de bas en haut.

Quatre conclusions générales se dégagent des faits que nous venons de discuter ou de constater sur les coupes transversales étudiées jusqu'ici :

1° Un massif parenchymateux qui prend son origine dans l'assise péricyclique se différencie en face du pôle ligneux. Il est de plus en plus important radialement de bas en haut ; son importance peut être presque nulle ou très considérable ;

2° L'identité du faisceau cotylédonaire et radiculaire ne doit pas faire de doute, mais elle peut varier de presque complète à presque nulle ;

3° Il y a dans tous les cas inversion du faisceau libéroligneux dans le cotylédon; cette inversion présente tous les degrés ;

4° Il n'y a jamais de véritable dédoublement du bois.

Deuxième partie : *Discussion des faits fournis par les coupes longitudinales.* — Voyons si les coupes longitudinales vont confirmer les faits observés sur les coupes transversales. Ces coupes n'ont été faites que dans *Veronica*. Mais les faits observés sur les coupes transversales des autres plantules n'étant que du plus ou du moins de même nature, les coupes dont nous allons examiner les résultats valent pour les autres plantules à condition de corriger par ce que nous en avons appris précédemment.

§ 1. — Migration du pôle ligneux.

Nous avons vu, dans la coordination des faits, au chapitre II, que dans une plantule au premier stade de croissance, sur une coupe longitudinale du *Veronica*, on observe une seule file vasculaire ligneuse ininterrompue depuis la radicule jusque dans le cotylédon. Cette file vasculaire ligneuse est accolée dans la racine au péricycle et, restant dans la même plan vertical, s'enfonce graduellement vers le centre du cylindre central, dans l'axe hypocotylé, pour venir se ranger dans le cotylédon, à la limite interne du demi-cylindre central.

Le simple examen des faits présente un vaisseau ligneux parfaitement caractérisé, une file de cellules vasculaires ligneuses bout à bout sans qu'il y ait aucune solution de continuité entre elles.

Or, suivant M. G. Chauveaud : *a.* ou bien le recul apparent du premier vaisseau ligneux vers l'intérieur des tissus est dû en réalité à ce que la première file vasculaire cesse de se différencier à partir d'une certaine hauteur pour céder la place à la deuxième, celle-ci, plus haut, à la troisième, etc. ;

b. Ou bien le premier, puis plus haut le deuxième, enfin le troisième vaisseau, etc., se trouvent résorbés. Ce qui donne l'illusion d'un déplacement du premier vaisseau ligneux de l'extérieur vers l'intérieur, lorsqu'on passe de la radicule à l'axe hypocotylé et au cotylédon.

Qu'on puisse soutenir que l'illusion est possible sur une série de coupes transversales faites de bas en haut, nous pouvons l'admettre à la rigueur ; mais que cette même illusion ait lieu sur une coupe longitudinale, ceci est invraisemblable. C'est qu'en effet, sur une série de coupes transversales, au moins dans le cas des observations antérieures aux nôtres dans des plantules âgées et avec des lacunes considérables entre deux coupes faites à des niveaux quelquefois relativement très distants l'un de l'autre, le fait du passage d'une file à un autre aurait pu se produire en restant inaperçu, tandis que sur une coupe longitudinale il n'en est plus de même, le passage d'une file à une autre serait très visible ; on verrait une formation vasculaire en escalier plus ou moins accusée. Or, les coupes longitudinales ne montrent rien de semblable. Le premier vaisseau ligneux est parfaitement régulier, et cela aussi bien dans ses portions droites que dans sa portion courbée.

Sur une coupe longitudinale faite dans une plantule de Véronique à un stade de croissance assez avancé, présentant par exemple trois ou quatre vaisseaux ligneux, et qui subit un commencement de dégénérescence dans le faisceau ligneux, nous devrions voir, en suivant les vaisseaux de la radicule dans le cotylédon, si l'explication de M. G. Chauveaud était exacte, la dégénérescence vasculaire atteindre le premier vaisseau ligneux sur une grande portion de sa longueur, puis le deuxième sur une longueur moins grande, puis le troisième, etc., dans le sens radial et du péricycle vers le centre. Or, par exemple, dans le *Veronica arvensis*, si nous considérons une coupe longitudinale à ce stade de croissance, nous constatons que dans l'axe hypocotylé la dégénérescence a une tendance à gagner du centre vers la périphérie.

Dans le faisceau ligneux de droite, sur la figure, nous voyons le premier vaisseau ligneux en voie de dislocation ; si nous le suivons dans le cotylédon, il passe peu à peu sur le suivant (deuxième), et, alors que dans la radicule le deuxième était interne par rapport au premier, dans le cotylédon il est presque externe par rapport au premier.

Et aucun doute n'est admissible sur l'identité du premier vaisseau ligneux dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, à moins d'admettre que dans le cotylédon le premier vaisseau se disloque après le deuxième.

Il existe une autre preuve, mais celle-là indirecte, de l'identité des premiers vaisseaux ligneux dans la radicule, l'axe hypocotylé et le cotylédon, en ce qui concerne les plantules étudiées dont le faisceau ligneux a la structure générale du *Veronica*. Dans celles où les premiers vaisseaux ligneux cessent de se différencier par leur extrémité supérieure dans l'ordre d'apparition, par exemple *Cucumis dipsaceus*, la cessation de la différenciation est parfaitement nette ; il n'y a pas de confusion possible entre deux vaisseaux successifs, pas d'illusion possible de continuité de l'un avec l'autre.

§ 2. — Migration du pôle libérien.

1° *Coupe longitudinale.* — Nous avons dit que les vaisseaux libériens suivent le mouvement général d'inversion du faisceau libéro-ligneux. Une coupe longitudinale dans le *Veronica*

Beccabunga, passant par l'axe du premier vaisseau libérien, dans la partie infléchie, le montre nettement, puisqu'on voit le vaisseau criblé passer progressivement sur les autres files cellulaires parallèles, grâce à l'épaisseur de la coupe. Il se produit une convergence des files cellulaires vers un point situé à la hauteur de la séparation des deux cotylédons qui ne peut laisser aucun doute à ce sujet.

Enfin, en examinant les coupes longitudinales successives, on se rend très bien compte de ce qu'il n'y a qu'une file vasculaire libérienne de bas en haut de la plantule dans le cas où, comme dans la coupe du *Veronica Beccabunga*, il n'y a qu'un vaisseau libérien de différencié par faisceau.

2° *Coupes obliques.* — Les coupes longitudinales ne sont pas seules à nous montrer l'inflexion des vaisseaux libériens dans l'axe hypocotylé des Véroniques. Les coupes transversales passent toujours obliquement à travers les vaisseaux libériens à ce niveau, de même qu'à travers les files adjacentes, mais de façon moins sensible. Ceci ajoute à la preuve de l'inversion générale du faisceau libéro-ligneux. Dans les plantules où, comme chez le *Veronica*, la torsion se fait assez brusquement, le fait est bien visible et, dans certaines séries de coupes, il est très net, ainsi par exemple, dans le *Veronica officinalis*, sur une coupe seulement, on passe, pour le vaisseau libérien, de la disposition franchement alterne à la disposition superposée, sans que le mouvement du vaisseau ligneux soit bien accentué.

Comme pour le bois, le fait de la torsion s'impose chez le liber et tout le reste du faisceau.

3° Cette torsion des deux premiers vaisseaux libériens vient confirmer le fait que nous avons précédemment énoncé des dédoublements inverses des files cellulaires de conjonction du liber au bois. La file longitudinale aux dépens de laquelle se constitue le premier vaisseau libérien est de même âge d'un bout à l'autre de la plantule, relativement aux autres situées au niveau où l'on veut la considérer. Pour repousser le fait du dédoublement que nous admettons, il faudrait supposer que la file libérienne longitudinale glisse entre deux formations fixes, les files cellulaires transversales d'une part et le péricycle d'autre part, ce qui est impossible matériellement.

Les mouvements qui déplacent des formations les unes par rapport aux autres dans le cylindre central ne peuvent prendre naissance que dans des inégalités de cloisonnements, dédoublements de files cellulaires, constitution de massifs.

Pour résumer cette question, nous dirons que :

a. Il y a une rangée mère de cellules joignant le pôle ligneux au premier tube criblé dans la racine ;

b. Que cette file donne dans la racine, au moins par son extrémité libérienne, des dédoublements successifs entre elle-même et le pôle ligneux, dédoublements dans le sens de la rangée ;

c. Qu'elle donne des dédoublements de part et d'autre dans la base du cotylédon ou l'axe hypocotylé ;

d. Qu'elle donne des dédoublements uniquement externes dans le cotylédon.

§ 3. — Croissance intercalaire. — Plantes actuelles et paléozoïques.

Les deux coupes figurées par M. G. Chauveaud dans son ouvrage sur *l'Appareil conducteur des plantes vasculaires*, faites l'une dans la tige de *Poroxylon Edwarsii* Renault, l'autre dans *Sphenophylum plurifoliatum*, montrent une persistance remarquable des formations primaires alternes au milieu des formations secondaires superposées. Il en conclut que l'accélération basifuge du développement était nulle dans ces plantes paléozoïques. Nous avons vu que, chez les plantes actuelles, la dislocation des premiers éléments est la conséquence, non pas d'une sorte de hâte des plantes à réaliser de plus en plus rapidement la disposition superposée à mesure qu'on s'éloigne de la base vers la tige et les cotylédons, mais de la croissance intercalaire dont les jeunes plantules sont le siège, et non seulement les jeunes plantules, mais aussi les parties très jeunes des tiges et des racines, qui dissocient de la sorte leurs jeunes vaisseaux, quelle que soit la disposition qu'ils affectent, toujours du même fait que la croissance ne se fait pas de façon complètement et exclusivement terminale.

Une idée s'impose alors à l'esprit : ou bien, chez les plantes paléozoïques, la croissance des organes était exclusivement et rigoureusement terminale, ou bien elle était complète avant toute différenciation vasculaire. L'état de nos connaissances actuellement ne nous permet de résoudre la question ni dans un sens ni dans l'autre. Mais il paraît plus vraisemblable d'admettre une différenciation tardive des premières formations vasculaires libéro-ligneuses que de supposer l'arrêt immédiat de la prolifération longitudinale dès les trois ou quatre premières rangées ainsi que l'arrêt de croissance individuel non moins immédiat des cellules dès leur origine.

§ 4. — Ornementation des premiers vaisseaux (annelés, spiralés).

On a distingué les vaisseaux ligneux annelés des vaisseaux spiralés ; or, dans toutes les coupes longitudinales que nous avons faites dans des plantules très jeunes, nous n'avons jamais trouvé que des vaisseaux spiralés à spire très serrée. Dans des coupes de plantules plus âgées, au contraire, nous avons constaté la présence de ces deux sortes de vaisseaux, les vaisseaux annelés ou à spire très relâchée occupant la place des premiers éléments ligneux différenciés. Il faut en conclure, tout au moins pour les plantules que nous avons étudiées, que les vaisseaux annelés ne sont que des vaisseaux spiralés à spire serrée en voie de dislocation. Il ne peut pas en être autrement ; les vaisseaux lignifiés ne se prêtent pas à un accroissement longitudinal considérable. Les premiers différenciés à spire serrée sont entièrement lignifiés, alors que la plantule est en pleine croissance par en haut et par en bas. Et cette élongation n'affecte pas que les extrémités, elle porte sur toute la longueur ; il en résulte nécessairement un déroulement de la spire et une séparation en anneaux isolés de ses parties soudées, d'où une apparence de formation de vaisseaux à larges spires ou de vaisseaux annelés. Et la tension va jusqu'à rupture complète de la membrane reliant primitivement les éléments de la spire. Il y a dislocation du vaisseau primitif et, sur des coupes transversales, on retrouve à des niveaux plus ou moins élevés des débris de spire ou d'anneaux enchâssés dans les autres cellules et de plus en plus aplatis entre leurs parois. La croissance continuant pendant quelque temps, les débris se trouvent de plus en plus comprimés et de plus en plus espacés, à tel point qu'on peut les prendre, lorsque, par hasard, la coupe vient à passer à leur niveau, pour de simples épaississements accidentels des parois voisines. Mais nous ne pensons pas qu'il faille aller jusqu'à en conclure, avec M. G. Chauveaud, qu'il y a une véritable résorption, la dislocation semant à intervalles fort espacés des fragments très aplatis de la spire pouvant donner l'illusion que les vaisseaux sont disparus totalement.

Les vaisseaux libériens, pour la même raison que les vaisseaux ligneux, se trouvent eux aussi disloqués et écrasés contre le péricycle.

§ 5. — Origine des faisceaux foliaires.

Maintenant que nous connaissons l'origine et la nature du faisceau libéro-ligneux des deux feuilles cotylédonaires, il nous est permis de nous demander quelles sont l'origine et, par conséquent, la nature du faisceau foliaire proprement dit.

Le faisceau libéro-ligneux foliaire n'a-t-il aucun rapport avec les formations primitivement alternes qui ont totalement disparu de la tige au cours des âges ? Ne représente-t-il que la partie libéro-ligneuse développée dans les cotylédons aux dépens du massif cellulaire parenchymateux extrapolaire ?

L'état de nos observations ne nous permet pas de répondre affirmativement à ces questions ; mais ni l'une ni l'autre des deux hypothèses n'est invraisemblable et inadmissible.

Nous avons vu que la proportion des vaisseaux ligneux et libériens faisant partie de la disposition primitive alterne pouvait être plus ou moins considérable dans le faisceau du cotylédon ; nous pouvons supposer qu'il en est de même dans le faisceau de la feuille.

Nous pouvons aussi bien supposer que les premières formations vasculaires ont totalement disparu, ont cessé de se différencier au profit des nouvelles formations, qui, par un développement de plus en plus hâtif à partir de la base vers le sommet de la plante, les ont atrophiées et supprimées peu à peu, les confinant, lorsqu'elles existent encore, dans les deux premières feuilles influencées par la nécessité d'une mise en rapport avec l'alternance radiculaire.

Troisième partie : *Explication physiologique de l'inversion et du dédoublement.* — Nous ne reviendrons pas sur l'explication mécanique de l'inversion du faisceau libéro-ligneux, sur le comment de cette inversion, fait d'observation pure et simple que nous avons étudié tout au long précédemment. Elle est la résultante des pressions externes et internes exercées sur les faisceaux libériens et ligneux par le massif parenchymateux extrapolaire et les dédoublements externes des files vasculaires.

Mais nous n'avons encore rien dit du pourquoi de ces faits, de leur cause, qui semble être d'ordre physiologique. Les dispositions obtenues paraissent être sous la dépendance des fonctions remplies par le faisceau dans les différents membres de la plante.

La disposition alterne est évidemment une disposition primitive, l'on n'en peut douter ; elle a certainement précédé la disposition superposée dans les périodes anciennes de l'histoire des végétaux, comme le prouve surabondamment l'étude des coupes faites dans des plantes fossiles. L'ontogénie n'est pas moins démonstrative. Il n'en est pas moins vrai qu'à l'époque actuelle la disposition alterne est reléguée dans la racine, l'axe hypocotylé souvent, mais déjà avec tendance à la superposition, et la base des cotylédons dans lesquels elle devient toujours superposée à un niveau plus ou moins élevé. On peut donc dire que la disposition alterne caractérise la racine, la disposition superposée caractérise la feuille dans la nature actuelle chez les Phanérogames. Il est entendu qu'il ne s'agit que des formations primaires.

Pour quelles raisons la disposition alterne s'est-elle conservée dans la racine intégralement ? Pourquoi a-t-elle évolué dans la feuille et la tige au point de se trouver superposée dès le premier instant?

Nous ne pouvons répondre à cette double question que par des hypothèses, très vraisemblables, mais sans apporter de certitude. Une communication de M. G. Bonnier à l'Académie des sciences (1) a déjà donné une explication que nous ne pouvons que confirmer et préciser.

§ 1. — Utilité de la disposition alterne de la racine.

Cette disposition dans la racine est la conséquence même des fonctions remplies par les vaisseaux du bois et les vaisseaux libériens.

La croissance des végétaux supérieurs se fait par les extrémités et par la périphérie. La sève élaborée, immédiatement assimilable par les cellules en voie de recloisonnement, doit tendre à se porter vers les points où l'activité de construction est le plus grande. Ce maximum d'activité étant réalisé spécialement à la périphérie, le liber, qui apporte la nourriture prête à l'assimilation, tend en conséquence à se localiser de façon générale vers la partie externe du cylindre central. Cette explication paraît d'autant plus vraisemblable que, dans l'extrémité de la radicule, bien au-dessous des poils absorbants, alors que les éléments ligneux ne sont pas encore représentés, des tubes criblés existent déjà, amenant la sève assimilable dans le parenchyme primitif en pleine intensité de cloisonnement, pour donner l'écorce et le cylindre central. Ce fait que le liber apparaît seul dans les parties en état actif de croissance justifie, nous semble-t-il, entièrement l'explication que nous donnons sur son existence dans les végétaux supérieurs à la partie externe du cylindre central dans la racine, la tige et la feuille.

---

(1) G. Bonnier, La différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige (*C. R. Acad. sc.*, t. CXXXI, p. 1276, séance du 30 décembre 1900).

De la position du liber dans la racine dépend étroitement celle des éléments ligneux. Un fait d'abord est à remarquer partout, dans un végétal supérieur (certains cas mis à part), sauf dans l'extrémité de la racine, les formations ligneuses sont enserrées dans l'intérieur des formations libériennes.

Ceci se comprend facilement si l'on songe au rôle joué respectivement par le liber et le bois dans le corps de la plante. Le liber, dans toute l'étendue du corps de la plante, continue sans interruption son rôle nourricier ; il doit se trouver placé vers l'extérieur du cylindre central pour apporter la sève aux formations nouvelles.

Le bois, lui, transporte uniquement une sève qui ne peut être utilisée immédiatement; il ne joue pas de rôle actif dans la formation des tissus nouveaux. S'il se développait extérieurement au liber, il gênerait sa formation. Il semble donc logique qu'il n'occupe pas une autre place que celle qu'il a dans le corps de la plante.

Mais, si dans le corps du végétal les éléments ligneux n'ont qu'un rôle passif en comparaison de celui du liber, il n'en est pas de même dans l'extrémité de la radicule. S'il est utile, dans les parties âgées d'un organe, que le bois soit situé vers la partie intérieure du cylindre central, dans la radicule, sa fonction exige qu'il occupe une position analogue à celle du liber, qu'il soit placé à la périphérie du cylindre central. En effet, la radicule incorpore la sève brute par les poils absorbants. A cette hauteur se fait précisément l'absorption par les vaisseaux ligneux. Situés d'une façon centrale, leur fonction serait rendue plus difficile. Cette fonction d'absorption accomplie, les vaisseaux, n'ayant plus de raison de se former à la périphérie, se différencient de façon centripète et ne progressent ensuite vers l'extérieur que lorsqu'ils n'ont plus la possibilité de continuer leur différenciation vers le centre du cylindre central.

§ 2. — Différenciation superposée des feuilles.

Contrairement à la racine, la disposition typique actuelle des feuilles est superposée. Là, comme précédemment, la situation réciproque du bois et du liber semble nettement commandée par leurs fonctions respectives.

Les éléments ligneux apportent la sève brute puisée par la radicule, la feuille, la débarrasse de la trop grande quantité d'eau qu'elle contient, la rend assimilable, s'en nourrit et envoie l'excès dans le reste du corps de la plante, par le moyen des vaisseaux criblés.

Pour savoir comment se comporteront les vaisseaux du bois dans la feuille, il suffit de se rendre compte de la partie de la feuille où s'accomplit spécialement l'élaboration de la sève. Or, elle se fait dans la moitié supérieure ou face ventrale de la feuille bourrée de grains de chlorophylle et exposée au soleil. Les vaisseaux ligneux dans la feuille sont situés vers la partie spécialement assimilatrice. Le bois apporte la sève brute qui s'élabore dans le tissu palissadique chlorophyllien. Cette sève se porte alors vers la partie inférieure ou dorsale, où elle perd de l'eau et respire. Elle est en partie employée sur place, et le reste est repris par le liber placé en face du bois sur le côté opposé du cylindre central et baignant pour ainsi dire dans le liquide nourricier qu'il est chargé de distribuer au reste de la plante.

Le fait de l'accélération basifuge s'explique, semble-t-il, fort bien par la tendance à la réalisation pour chaque membre de la plante du type de disposition qui convient le mieux à la fonction à laquelle il est adapté.

§ 3. — Explication de l'arrêt de différenciation (simulant un dédoublement).

Nous avons vu que le dédoublement apparent du faisceau ligneux avait pour cause la disparition des premiers vaisseaux ligneux par dislocation, étirement, écrasement. Le rôle des premiers vaisseaux étant devenu de plus en plus éphémère par suite de l'exagération de ces phénomènes dans certaines familles, les vaisseaux ligneux ont peu à peu cessé leur différenciation. La justification de cette hypothèse doit être vue dans le fait du développement de plus en plus considérable du massif parenchymateux lorsqu'on s'élève de la base vers le sommet de la plantule. La non-différenciation ne serait que le cas limite de la disparition plus ou moins complète qu'ils subissent du fait du développement de la plantule.

CONCLUSIONS

I. — *Conclusions générales.*

1º Dans le passage de la racine à la tige, aucune des plantes observées ne présente un dédoublement véritable des faisceaux ligneux.

2º Dans toutes ces plantules, il y a inversion plus ou moins accentuée du faisceau libéro-ligneux sur lui-même, le parenchyme non différencié participant à l'inversion.

3º L'identité du faisceau cotylédonaire et du faisceau radiculaire n'est absolue en aucun cas ; il y a toujours vers la partie haute du faisceau libéro-ligneux, et dans des proportions qui peuvent être considérables ou très faibles, adjonction de tissus plus récents.

4º Ces formations nouvelles sont, comme on va le voir, la cause principale de l'inversion constatée. Elles sont de deux sortes :

a. Un massif parenchymateux se produit en dehors du pôle ligneux, dans le cylindre central, et son développement est d'autant plus grand dans le sens radial qu'il se produit à une plus grande hauteur. Ce massif est en outre l'amorce de la zone qui donnera les formations secondaires ;

b. Des dédoublements externes se produisent dans la file joignant le pôle ligneux au pôle libérien à travers le cylindre central, vers son extrémité, c'est-à-dire vers la partie qui se trouve un peu en deçà du pôle libérien par rapport au pôle ligneux, pendant que cessent les dédoublements internes qui donnent les files comprises entre celle joignant les deux pôles libériens et ligneux et le péricycle. Leur action est très sensible sur le déplacement libérien latéral (vérifié chez les *Veronica*, *Cucumis*, *Urtica*).

5° Le passage de la disposition alterne à la disposition superposée a lieu de deux façons :

a. A un niveau déterminé, par apparition de vaisseaux de plus en plus récents qui se différencient en suivant la direction des files cellulaires joignant le pôle ligneux au liber, de celui-là vers celui-ci pour le bois, inversement pour le liber ;

b. De bas en haut, par déplacement progressif de ces vaisseaux les uns relativement aux autres, combiné avec l'apparition de nouveaux vaisseaux ligneux et libériens dans le sens convenable.

6° Il ne doit pas être établi de distinction entre vaisseaux à spire serrée, à spire lâche ou vaisseaux annelés ; ces dernières formes ne sont que le résultat de la dégénérescence du vaisseau à spire serrée. Nous n'avons jamais observé de véritables vaisseaux annelés dans les racines, axes hypocotylés ou cotylédons.

7° Le fait de la conservation des formations alternes chez les plantes fossiles des terrains anciens jusque dans la tige prouve :

a. Ou bien qu'il n'y avait pas de véritable croissance intercalaire dans ces plantes, car c'est la croissance intercalaire, en général, qui détermine la dislocation ou la fragmentation des premiers éléments vasculaires ;

b. Ou bien que les vaisseaux se différenciaient très tardivement après l'élongation complète des éléments voisins.

II. — Conclusions particulières à Veronica.

1° Il n'existe pas de dédoublement véritable ; mais un dédoublement apparent résulte de la dislocation et de la dispersion des fragments des premiers vaisseaux dans leur ordre d'apparition.

2° Il y a inversion incomplète du faisceau libéro-ligneux. Chacune des deux files centripètes de vaisseaux ligneux qui existent dans la radicule se contracte au passage dans l'axe hypocotylé et les cotylédons; les derniers vaisseaux formés finissent par déborder le groupe central, à droite et à gauche.

3° Dans la radicule, existent deux pôles libériens et deux pôles ligneux. La différenciation des tubes criblés s'y produit à partir des pôles libériens vers les pôles ligneux, en suivant le péricycle.

Dans la position intermédiaire, située à un niveau variable dans l'axe hypocotylé, on trouve quatre pôles libériens et deux pôles ligneux, et la différenciation des tubes criblés se produit à droite et à gauche de ces quatre pôles libériens, que l'on peut considérer comme résultant du dédoublement des deux pôles libériens de la radicule. Dans le même cotylédon, on trouve un pôle libérien et un pôle ligneux en superposition, et la différenciation des tubes criblés se produit à droite et à gauche du pôle libérien, que l'on peut considérer comme formé par la réunion de deux des pôles de la partie intermédiaire, une moitié correspondant à la partie droite du pôle de la radicule, l'autre moitié à la partie gauche de l'autre pôle de la radicule.

4° Tandis que le faisceau ligneux cotylédonaire est presque identique à celui de la racine, dans le liber, deux vaisseaux libériens seuls conservent leur identité tout au long de la plantule, c'est-à-dire qu'il faut admettre que chacun de ces vaisseaux libériens est constitué par une file de cellules qui s'est trouvée déplacée dans sa longueur par la prolifération de tissus voisins.

III. — Conclusions pour Cucumis *et* Cucurbita.

1° Il n'existe pas de dédoublement véritable dans le passage du faisceau libéro-ligneux de la racine à la tige. Il se produit à la fois :

a. Dislocation, fragmentation et dispersion des premiers vaisseaux ligneux, dans leur ordre d'apparition;

b. Cessation de différenciation des premiers vaisseaux ligneux dans leur ordre d'apparition, se produisant de bas en haut, de sorte que ce sont des files de cellules différentes qui donnent des éléments ligneux dans les sens voulus.

2° Il y a inversion incomplète du faisceau libéro-ligneux, groupements des cellules vasculaires dans l'axe hypocotylé.

3° Le point de départ de la différenciation vasculaire ligneuse n'est pas unique ; l'ordre type de différenciation est troublé.

IV. — Conclusions pour Helianthus.

1° Il y a inversion régulière du faisceau ligneux en passant de la racine au cotylédon; les deux moitiés pivotent autour du pôle ligneux ; tout le faisceau suit.

2° Les cellules vasculaires ligneuses, considérées sur une coupe transversale, ne se différencient pas dans l'ordre habituel. Elles apparaissent dans l'ordre suivant : 1° vaisseau alterne ; 2° vaisseaux superposés ; 3° vaisseaux intermédiaires.

« ... Le collet, anatomiquement parlant, se présente, envisagé en ses différents points et chez plusieurs végétaux à la fois, avec les aspects les plus variés... » Cette phrase du mémoire de R. Gérard, publié en 1881, et par conséquent déjà bien ancien, pourrait presque servir de conclusion au présent travail.

Toutefois c'est en employant une technique plus moderne, en faisant des coupes transversales en séries et parfois aussi des coupes longitudinales, en nous adressant toujours à des plantules jeunes que les résultats précédents ont été acquis. L'étude suivie de la différenciation des éléments, pour quelques plantes appartenant à des familles très diverses, met en évidence de grandes différences dans la formation, la différenciation et l'orientation des éléments de la plantule.

En restant étroitement dans la limite des faits observés, on constate que ces faits confirment tantôt en partie une théorie générale sur le passage de la tige à la racine, tantôt en partie une autre théorie sur cette même question, et que parfois encore ils révèlent certains modes de différenciation qui n'avaient pas encore été observés.

Il n'y a donc pas de généralité absolue à établir dans la structure de la plantule des Phanérogames.

BIBLIOGRAPHIE

Les ouvrages et mémoires parus sur les questions touchant à notre travail depuis l'important travail de G. Chauveaud sur l'« Appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution » (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, t. XIII, année 1911) sont peu nombreux et exécutés dans les mêmes conditions d'observation. Nous ne reviendrons pas sur la bibliographie, parfaite en tous points, donnée par M. G. Chauveaud. Nous citerons seulement quelques ouvrages dont la liste a été arrêtée à la fin de l'année 1913-1914.

1. G. Bonnier et Friedel. — Les vaisseaux spiralés et la croissance en longueur » (*Revue gén. Bot.*, XXIV, p. 385-391, 1912).
2. Dauphiné. — De l'évolution de l'appareil conducteur dans le genre Kalanchoe (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, t. XV, p. 153-163, 1912).
3. R. H. Comtpon. — Theories of the anatomical transition from root to stem (*New Phyt.*, XI, I, p. 13-25, 1912).
4. Salisbury (E. J.) — The determining Factors in petiolal structure (*New Phyt.*, XII, VIII, p. 281-289, 1913).

7526-19. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ

OBSERVATIONS ANATOMIQUES
ET BIOLOGIQUES
SUR LE GENRE " LATHRÆA "

Par E. CHEMIN

INTRODUCTION

Le genre *Lathræa*, décrit pour la première fois par Tournefort (**75**), description et classification reprises et modifiées par Linné (**52**, **53**), ne fut l'objet de recherches détaillées qu'à partir de 1829.

Les premières études eurent surtout pour but de mettre en évidence la nature parasitaire des plantes appartenant à ce genre. Bowman (**4**), dès 1829, consacre un important travail au *Lathræa squamaria* ; il décrit ses « parasitical connections » et la structure particulière de ses feuilles souterraines. En 1843, Duchartre consacre un long mémoire à la Clandestine d'Europe (*Lathræa clandestina* L.).

De 1850 à 1870, de nombreux auteurs, tels que A. Chatin, Irmisch, Pitra, Döll, Bouché, sans faire du genre *Lathræa* l'objet de mémoires spéciaux, firent rentrer leurs observations dans des travaux d'ordre plus général. En 1865, H. de Solms-Laubach (**72**) prend comme sujet de dissertation inaugurale le genre *Lathræa*, dont il établit la position systématique.

De 1875 à 1900, les recherches anatomiques sont en honneur ; elles attirent la plupart des botanistes. Krause (**44**), dans sa dissertation inaugurale, traite de l'anatomie des organes de végétation du *Lathræa squamaria*. Caird, Gilburt, Massee en Angleterre, Stenzel, Kerner et Wettstein, Scherffel, Jost en Allemagne, décrivent les curieuses glandes des écailles de *Lathræa squamaria*, et sur leurs fonctions émettent de nombreuses hypothèses. En 1897, Göbel (**25**), à propos du rôle des glandes, fait la part de l'imagination, montre qu'on sait peu de chose, et que la transpiration est le seul fait bien établi. En 1888, M. Hovelacque (**39**), dans une thèse volumineuse, publie ses recherches sur les Rhinanthacées et les familles voisines, et il décrit l'appareil végétatif des *Lathræa* et particulièrement le développement des écailles. C'est également l'époque des recherches de E. Heinricher sur les plantes parasites ; c'est par le genre *Lathræa* qu'il débute ; dans deux premières communications, il rend compte de ses observations biologiques ; il étudie ensuite la germination ; dans un long mémoire, il traite de la structure anatomique et du développement des organes de succion ; il complète enfin l'étude du genre par quelques notes publiées dans diverses revues. En 1899, en même temps qu'il adressait une demande aux botanistes japonais pour se procurer les espèces originaires de ce pays, il annonçait son intention de rassembler en une monographie les résultats de ses études antérieures et de quelques études nouvelles. En 1909, s'étant ému du peu d'intérêt attaché en France à ses travaux, il faisait connaître au public français, dans un article publié en français, quelques-unes de ses conclusions sur le parasitisme, sans signaler l'existence de la monographie, annoncée dix années auparavant ; elle ne semble pas avoir vu le jour ; je n'en ai trouvé aucune trace dans la littérature.

Jusque-là, la physiologie des plantes parasites avait été à peu près délaissée ou examinée occasionnellement. Sous l'impulsion de G. Bonnier, qui, dès 1893, publiait ses recherches physiologiques sur les plantes vertes parasites, elle suscita des travaux. Mirande (**61**), en 1901, consacrait une partie de sa thèse à l'étude physiologique des Cuscutacées. A. Fraysse (**21**) est le seul qui ait entrepris l'étude physiologique des *Lathræa* ; il semble avoir vu surtout le *Lathræa squamaria* et se préoccupe principalement de montrer que les conclusions établies chez d'autres parasites s'appliquent également aux *Lathræa*.

Outre ces travaux, beaucoup de notes intéressantes ont été publiées par divers auteurs dans diverses revues ; elles relatent des observations curieuses sur des points variés. J'aurai l'occasion de les signaler et de les discuter au cours de ce travail.

Le genre *Lathræa* semble donc bien connu, si l'on en juge par les nombreux et savants mémoires qui lui ont été consacrés, et il peut paraître téméraire d'en reprendre l'étude. Cependant, en compulsant tout ce qui a paru, on s'aperçoit que les auteurs ne sont pas toujours du même avis ; qu'un certain nombre de questions n'ont reçu qu'une solution incomplète, ou sont restés sans réponse de la part de leurs auteurs, qui, pour leur défense, invoquent les difficultés des recherches du matériel. On a déjà reproché à A. Chatin d'avoir examiné des échantillons d'herbier. Certains botanistes, comme Hovelacque, semblent n'avoir étudié que des échantillons reçus par correspondance et n'ont pas vu les plantes dans leur véritable milieu. D'autres chercheurs, s'ils ont déterré eux-mêmes leur matériel, n'ont étudié la fixation que sur un ou deux hôtes. Pour le *Lathræa clandestina* en particulier, la fixation n'a été examinée par Duchartre que sur le Peuplier d'Italie et par Heinricher que sur le Saule.

Il pouvait être intéressant de rechercher et d'étudier les suçoirs fixés sur d'autres hôtes. Leur structure, qui semblait bien établie après les travaux de Heinricher, n'était-elle pas susceptible de variations ? Peirce (**63**) avait déjà signalé chez *Cuscuta americana* que le développement du suçoir varie avec la structure de l'hôte. Ne rencontrerait-on pas les mêmes particularités chez les *Lathræa* ? Si longues et si pénibles qu'elles fussent, il convenait de multiplier les fouilles ; il fallait observer les plantes en un grand nombre de stations.

Pendant la guerre, j'ai dû séjourner plusieurs mois à Pontmain, petite localité du nord-ouest de la Mayenne aux confins de l'Ille-et-Vilaine et de la Manche. Là, dans une petite vallée arrosée par un affluent de la Sélune, qui déverse ses eaux dans la baie du Mont-Saint-Michel, la Clandestine est assez abondante. Dès le mois de février, elle montre ses fleurs au pied des grands Peupliers, au milieu des touffes de Saules et d'Aunes, qui bordent le ruisseau. J'ai pu l'observer au jour le jour, de février jusqu'à juillet 1915, et pratiquer de nombreuses fouilles. Depuis, j'ai récolté la Clandestine en de nombreuses stations de l'arrondissement de Mayenne, où elle n'est pas rare.

Le *Lathræa squamaria* fait à peu près défaut dans l'Ouest. J'ai dit ailleurs (9) que les stations signalées en Basse-Normandie étaient en voie de disparition. Je l'ai observé et récolté à la Trinité-des-Laitiers (Orne), sur les indications de A.-L. Letacq. Je l'ai étudié d'une façon moins approfondie que sa congénère. Il était d'ailleurs mieux connu, il avait été l'objet de recherches plus nombreuses, comme on a pu s'en rendre compte par le court historique exposé ci-dessus.

J'apporte ici les résultats de mon travail.

Après avoir rappelé brièvement les caractères génériques et spécifiques, je fais une étude rapide de la racine, qui doit nécessairement précéder celle du suçoir. J'insiste surtout sur ce dernier ; j'ai suivi son développement, qui jusqu'ici était mal connu, sa pénétration dans des racines-hôtes nombreuses et variées, son mode de nutrition, sa chute et les dégâts qu'il cause. L'étude des écailles et de leurs glandes m'a conduit à formuler une hypothèse nouvelle sur le rôle de celles-ci. Enfin, l'examen d'une très jeune germination apporte quelque précision à nos connaissances sur l'évolution de la graine.

Puisse ce travail être une modeste contribution à l'étude des plantes parasites et du parasitisme en général.

Qu'il me soit permis, en terminant, d'adresser l'hommage de ma reconnaissance respectueuse à la mémoire de M. le professeur O. Lignier, qui fut pour moi, au début de mes recherches, un guide expérimenté ; la mort nous l'a ravi dans la plénitude de ses forces. J'adresse également mes remercîments à mon excellent maître M. le professeur Matruchot pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée dans mes recherches bibliographiques.

Ce travail a été fait en grande partie à l'Institut botanique de Caen, dirigé par M. le professeur Houard.

CHAPITRE PREMIER

CARACTÈRES GÉNÉRIQUES ET SPÉCIFIQUES
PLACE DANS LA CLASSIFICATION

I. Caractères génériques. — Le mot *Lathræa*, étymologiquement, signifie « caché ». L'*appareil végétatif* est en effet entièrement souterrain. Il est formé de tiges blanchâtres, charnues, ramifiées, stolonifères, véritables rhizomes. Les feuilles, également charnues, épaisses, renferment à leur intérieur des chambres, en nombre variable, tapissées de glandes. Elles sont opposées et, dans chaque verticille, elles alternent régulièrement avec celles du verticille précédent. Elles peuvent être très rapprochées et se recouvrir les unes les autres, ou être espacées de plus d'un centimètre et rester appliquées contre la tige ; ces différences s'observent sur la même souche suivant la rapidité de croissance des rameaux. Elles sont généralement qualifiées d'écailles, malgré leur taille et leur complexité anatomique. Les racines prennent naissance sur la tige ; ce sont pour la plupart de véritables racines adventives. Elles ne présentent pas de poils absorbants, mais elles portent de nombreux suçoirs qui se fixent aux racines étrangères.

L'*appareil reproducteur* apparaît seul à la surface. Les fleurs sont pédonculées ; elles se développent à l'aisselle des feuilles ; une seule fleur prend naissance à l'aisselle de chaque feuille, et toutes les feuilles d'un même rameau en sont pourvues. Ou les rameaux florifères se dressent à la surface du sol, les feuilles qu'ils portent se modifient, deviennent de véritables bractées, et l'inflorescence est une grappe plus ou moins allongée ; ou ils restent souterrains, les feuilles basilaires se distinguent à peine des feuilles normales, les pédoncules de la base sont plus longs que ceux du sommet et l'inflorescence est un corymbe.

La fleur est irrégulière et construite généralement sur le type 4. Le calice, charnu, persistant jusqu'à la maturité du fruit, est en forme de cloche, plus ou moins divisé à son sommet en quatre lobes triangulaires, exceptionnellement en cinq. La corolle, gamopétale, plus longue que le calice, est constituée par un tube à deux lèvres ; une lèvre supérieure généralement en forme de casque à une seule pièce, une lèvre inférieure à trois lobes. Elle se flétrit après la fécondation et se détache d'une seule pièce.

Les étamines sont didynames ; les filets sont soudés à la base du tube de la corolle ; les anthères sont mucronées et couvertes de poils à leur partie inférieure; elles sont conniventes par leur sommet; elles sont généralement incluses dans la lèvre supérieure, quelquefois exsertes.

Les carpelles, au nombre de deux, l'un antérieur, l'autre postérieur, sont ouverts et soudés dans toute leur étendue. L'ovaire, aplati latéralement ou arrondi, est donc formé d'une seule loge avec deux lignes placentaires latérales. Les placentas sont renflés et arrivent presque en contact dans le cas d'aplatissement latéral. Le style, unique, filiforme, est canaliculé; il est plus long que les étamines et fait saillie à l'extérieur ; il est terminé par un stigmate, arrondi, divisé en deux lobes peu accusés. Le nombre des ovules est variable depuis quatre jusqu'à un grand nombre.

Un nectaire jaunâtre entoure incomplètement la base de l'ovaire.

Le fruit est une capsule charnue à déhiscence loculicide.

Les graines, de taille variable, suivant leur nombre, ont leur surface lisse, ridée ou garnie de légères aspérités. Elles contiennent un petit embryon à deux cotylédons mal différenciés, et un abondant albumen.

Ces plantes, dont l'appareil végétatif est entièrement souterrain, se caractérisent non seulement par l'absence de chlorophylle, mais encore par leur inaptitude à en produire. Elles vivent essentiellement en parasites dans les terrains humides, vallées ou coteaux ombragés, fixées aux racines de diverses plantes dont elles tirent leur nourriture.

Le genre *Lathræa* fut créé par Linné en 1737. Dès 1700, Tournefort (**75**) avait créé le genre *Clandestina*, mot d'origine latine de même signification que *Lathræa*. Lamarck, après avoir adopté le genre *Clandestina*, revint plus tard à la nomenclature de Linné dans son *Synopsis plantarum* (**45**) et dans la troisième édition de sa *Flore française* (**46**), publiés en collaboration avec de Candolle. Plus tard, divers auteurs, et en particulier H. Baillon (**2**), admirent deux genres : *Lathræa* L. et *Clandestina* Tourn., où ils firent rentrer les deux ou trois espèces connues d'eux. G. Rouy (**66**) en fait seulement deux sous-genres : *Eu-Lathræa* et *Eu-Clandestina*. La découverte et l'examen de nouvelles espèces montrent que même cette division en deux sous-genres n'est pas fondée.

II. Caractères spécifiques. — Un certain nombre d'espèces rangées par Linné dans le genre *Lathræa* en ont été séparées par la suite et rattachées aux genres *Orobanche* Tourn. ; *Phelipæa* Tourn. et *Boschniaka* C.-A. Meyer.

L'index Kewensis (**40**) ne considère que cinq bonnes espèces.

1° **Lathræa clandestina** L., *Clandestina rectiflora* Lam. — Inflorescence corymbiforme ; le rameau floral reste souterrain, les fleurs seules sont à découvert ; pas de véritables bractées ; pédoncules dressés gros et longs, particulièrement les inférieurs, colorés en rouge violacé.

Fleur dressée de 4 à 5 centimètres de longueur. Calice à quatre dents peu profondes. Corolle deux fois et demie plus longue que le calice ; lèvre supérieure en casque ; le tube de la corolle présente au-dessus de l'ovaire un rétrécissement garni de poils. Étamines à anthères incluses. Ovaire aplati latéralement ; style recourbé, fortement saillant ; quatre ovules gros. Nectaire en forme de lamelle.

Capsule aplatie, cordiforme, charnue, s'ouvrant avec élasticité et projetant les graines à une grande distance. Graines grosses, 4 à 5 millimètres, arrondies, bossuées, lisses, blanchâtres, avec une tache noire circulaire opposée à l'embryon.

2° **Lathræa squamaria** L., *Clandestina penduliflora* Lam. — Inflorescence en grappe de 10 à 15 centimètres de hauteur, dressée, entièrement aérienne, dont le sommet est légèrement retombant ; bractées minces, écailleuses, décurrentes, disposées comme les écailles par verticilles de deux.

Pédoncules minces, courts, recourbés vers le bas ; fleurs pendantes et toutes ramenées d'un même côté de l'axe. Les fleurs n'atteignent pas 2 centimètres de longueur. Calice à quatre dents peu profondes, blanchâtre, couvert de poils capités comme le pédoncule et l'axe floral. Corolle à peine plus longue que le calice, blanchâtre, légèrement purpurine, lèvre supérieure non recourbée en casque, tube de la corolle sans étranglement ni anneau de poils. Étamines semi-incluses, légèrement saillantes sous la lèvre supérieure. Style rougeâtre droit se prolongeant de 3 à 4 millimètres au delà de la corolle. Ovaire globuleux, placentas épais avec nombreux ovules.

Capsule arrondie, ovoïde; graines petites à surface réticulée.

3° **Lathræa rhodopea** Dingl. — Cette espèce rappelle le *Lathræa squamaria* par son inflorescence dressée compacte et la petitesse de ses fleurs. Elle se rapproche de *Lathræa clandestina* par son fruit, qui ne renferme que quelques graines. Elle vit en Thrace, sur les pentes nord du Karlyldagh, dans les monts Rhodope, où Dingler (**15**) l'a rencontrée et décrite.

4° **Lathræa Miqueliana** Franch. et Savat. — Franchet et Savatier (**20**), dans leur énumération des plantes du Japon, citent deux *Lathræa: Lathræa Miqueliana* et *Lathræa japonica* Miq. = *Clandestina japonica.*

Le *Lathræa japonica* rappelle par son port le *Lathræa squamaria*; les fleurs sont petites et groupées en une grappe allongée pouvant atteindre 18 centimètres. Mais la capsule est comprimée, obovale, plus large que longue à maturité; elle rappelle celle de *Lathræa clandestina* par sa forme et ses graines réduites à quatre, à surface lisse et ondulée.

Ce sont là également des caractères du *Lathræa Miqueliana*; mais, alors que ce dernier a un calice normal à quatre dents et des anthères velues, le *Lathræa japonica* a un calice constamment à cinq dents, deux postérieures triangulaires, trois antérieures plus aiguës, et des anthères glabres.

Ces deux espèces sont-elles distinctes? Miquel l'affirme. Franchet et Savatier doutent. Pour se prononcer, il faudrait les mieux connaître. Le *Lathræa Miqueliana* a été trouvé dans l'île de Kiou-Siou et le *Lathræa japonica* au mont Fousi-Yama, dans l'île Niphon. La demande de E. Heinricher (**34**), formulée en 1899 aux botanistes japonais, ne paraît pas avoir été entendue. Si les deux espèces sont réellement identiques, ou si l'une n'est qu'une variété de l'autre, la dénomination qui doit subsister en raison de sa priorité est *Lathræa Miqueliana* Franch. et Savat.

5° **Lathræa purpurea** Cummins. — Le captain H. A. Cummins (**14**) a découvert, dans la vallée de Dichu de l'Himalaya oriental, un nouveau *Lathræa* qu'il a décrit avec détail, sauf pour la capsule, qu'il n'a pu observer. Cette espèce se rapproche du *Lathræa clandestina* par ses pédoncules floraux raides et dressés, ses bractées ressemblant aux écailles de la tige, sa corolle deux fois plus longue que le calice, ses étamines à anthères incluses et son ovaire aplati latéralement. Elle s'en distingue par ses écailles nettement pétiolées, sa fleur de plus petite taille, son calice velu, presque entier, non distinctiment quadrifide, le nombre des ovules (dix à quinze), et aussi par la couleur pourpre de toute la plante; la tige, les écailles, le calice présentent cette teinte; la corolle, blanc pourpré, est ornée de veines pourpres.

Lorsqu'on ne considère que les espèces européennes, *Lathræa clandestina* et *squamaria*, on peut avoir une tendance à en faire deux genres différents. Les espèces asiatiques, bien que imparfaitement connues, montrent qu'entre les deux termes extrêmes il y a des intermédiaires. On trouve des plantes qui, par l'inflorescence, la taille et la forme des fleurs, la forme de l'ovaire et le nombre des ovules, se rapprochent de l'une ou l'autre espèce de l'Europe occidentale. H. A. Cummins le fait déjà remarquer à propos de *Lathræa purpurea*; pour lui, on pourrait tout au plus distinguer deux sections : section *Clandestina* et section *Eulathræa*. Il me semble que cette distinction est superflue.

De Martrin-Donos (**56**) a trouvé dans la vallée du Tesconnet (Tarn) une forme qu'il considère comme une variété de *Lathræa clandestina*. Il lui a donné le nom de *pallidiflora* et la décrit ainsi : « Corolle blanchâtre, fleur moins allongée, pédoncule plus court. » Ce sont là quelques-uns des caractères de *Lathræa squamaria*. Il ne mentionne pas la forme de l'ovaire ni le nombre des ovules. Si cette forme est un hybride des deux espèces françaises, toute discussion relative à la division du genre en sous-genres ou sections serait inutile. Quant à présent, il semble logique de grouper toutes les espèces connues en un seul genre : le genre *Lathræa*.

III. Classification. — Linné a placé le genre *Lathræa* au voisinage du genre Orobanche ; Lamarck et de Candolle le font rentrer dans leur famille des Rhinanthacées, où prennent place également les Orobranches. Les Orobanches, ayant été distraites de la famille des Scrophulariacées et groupées en une famille spéciale, celle des Orobanchées Benth. et Hook., Engler et Prantl (**18**) font rentrer le genre *Lathræa* dans cette dernière famille ; H. Baillon (**2**) divise la famille des Gesnériacées en plusieurs séries ; il distingue le genre *Lathræa* du genre *Clandestina*; il range le premier dans la série des Orobanches, et il crée pour le second la série des Clandestines.

Les auteurs précédents ont été plutôt guidés dans leur classification par l'absence de chlorophylle et la vie parasitaire que par l'examen anatomique. Hovelacque (**39**), en considérant le parcours des faisceaux libéro-ligneux dans le rhizome et dans les feuilles, a montré les affinités du genre *Lathræa* avec les Rhinanthacées et non avec les Orobanchées. E. Heinricher (**32**) est arrivé à la même conclusion en considérant : la structure et le développement de l'œuf, la constitution de l'embryon, le mode de fixation sur la plante-hôte, les nombreuses ramifications des racines, les glandes qui tapissent les chambres des écailles, etc.

Dans une classification naturelle, ce n'est pas sur des analogies dans le genre de vie qu'il faut se baser ; les liens de parenté doivent être établis d'après la structure anatomique. C'est donc dans la famille des *Rhinanthacées* qu'il convient de placer le genre *Lathræa*.

Dans la suite de ce travail, je ne considérerai que les deux espèces françaises : *Lathræa clandestina*, *Lathræa squamaria*, n'ayant pu observer les autres espèces.

CHAPITRE II

LA RACINE

I. **Lathræa clandestina.** — J'ai étudié une racine principale provenant d'une jeune germination, et de nombreuses racines adventives partant du rhizome écailleux.

Toutes ces racines ont une teinte jaune orangé, qui, à défaut d'autres caractères, permet de les distinguer des rhizomes toujours blanchâtres. La matière colorante est contenue dans les cellules périphériques ; elle peut être extraite par l'alcool, où elle est soluble ; elle ne se dissout ni dans la benzine ni dans le chloroforme ; elle est détruite par ébullition dans l'eau. Le procédé de conservation, indiqué par Heinricher (**32**), auquel j'ai eu souvent recours pour empêcher le noircissement, et qui consiste à faire cuire les échantillons dans l'eau bouillante pendant quelques minutes avant de les placer dans l'alcool, fait donc disparaître la couleur.

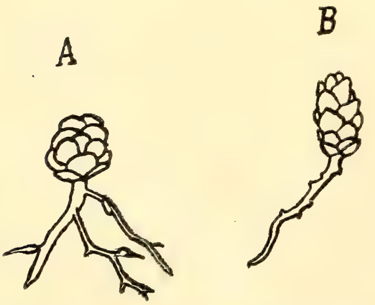


Fig. 1. — Jeunes germinations de *Lat. clandestina*. A. Déterrée le 1er mars. (Grossissement : 2 diamètres.) B. Déterrée le 24 juin. (Grossissement naturel.)

On rencontre les jeunes germinations en émiettant les mottes de terre retirées de la fouille ; il est difficile de reconnaître l'orientation de la racine principale. Son géotropisme ne semble pas très accusé. Elle ne présente pas un recourbement manifeste à partir du collet, ce qui devrait se produire assez fréquemment avec des graines orientées dans toutes les directions, et pour des germinations dont la radicule est déjà très développée lorsque les téguments se déchirent. Elle n'a pas non plus la direction rectiligne qui caractérise les racines à géotropisme accentué. Elle est sinueuse et elle donne déjà de nombreuses ramifications (fig. 1).

Les racines adventives se dirigent dans toutes les directions. Elles sont également sinueuses ; les sinuosités déterminent des plis, qui leur donnent un aspect mésentéroïde, particulièrement aux plus grosses. Elles se ramifient abondamment (fig. 2). Elles prennent naissance en des points quelconques du rhizome. Grêles et filiformes à l'origine, elles sortent sans peine du jeune rameau sans écarter les écailles. Par la suite, elles peuvent atteindre une épaisseur de 7 à 8 millimètres ; cela demande plusieurs années ; les écailles se détachent généralement au bout d'une année et ne gênent par cette croissance.

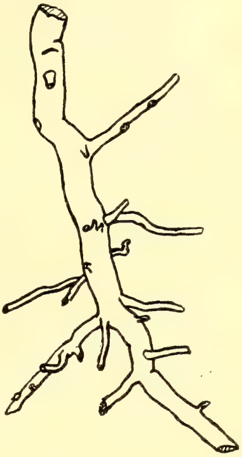


Fig. 2. — *Lat. clandestina.* Racine avec ses nombreuses ramifications. (Réduction : 1/4.)

Une coupe du rhizome, et de la racine adventive qu'il porte, montre clairement l'origine endogène de cette dernière. Les cylindres centraux sont en continuité, mais les parenchymes corticaux sont bien délimités ; il y a eu manifestement digestion et refoulement partiel de l'écorce du rhizome par le sommet végétatif de la nouvelle racine.

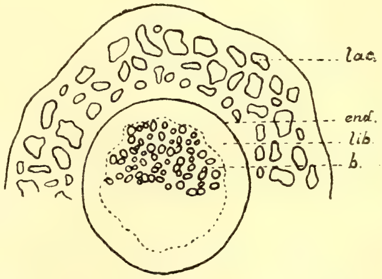


Fig. 3. — *Lat. clandestina.* Coupe transversale d'une racine : *lac*, lacunes ; *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *b*, bois. (Grossissement : 16 diamètres.)

Je n'ai jamais rencontré des rameaux adventifs développés sur une racine, comme l'a figuré Chatin (**7**). Aucun autre auteur n'a signalé le fait. La multiplication peut se faire au moyen de rameaux écailleux; il n'est pas certain que des racines, même fixées à un hôte, puissent suffire à la régénération.

L'extrémité de la racine est pourvue d'une coiffe ; on n'observe jamais de poils absorbants à sa surface.

La structure déjà décrite par Duchartre (**17**) et par Chatin (**7**) a été revue et détaillée par Hovelacque (**39**).

Dans une coupe transversale (fig. 3), on distingue :

1° Une assise pilifère sans poils ; de bonne heure ses cellules se creusent de vacuoles ; les parois s'affaissent et elle se détache par lambeaux ;

2° Une écorce épaisse avec une assise subéreuse, un parenchyme lacuneux très amylifère et un endoderme;

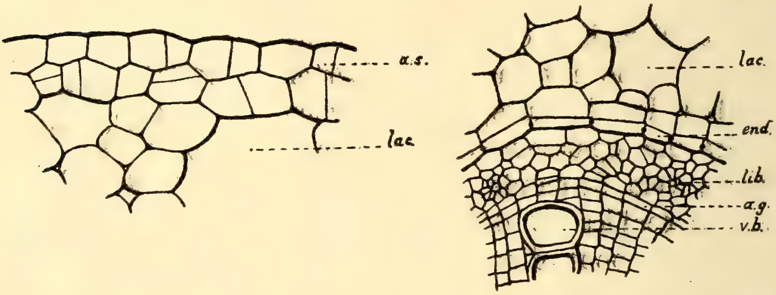


Fig. 4. — *Lat. clandestina.* Coupe transversale d'une racine ; à gauche, région périphérique; à droite, région profonde ; *lac*, lacunes ; *as*, assise subéreuse ; *end*, endoderme ; *lib*, tubes criblés ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *vb*, vaisseau du bois. (Grossissement : 130 diamètres.)

3° Un cylindre central sans moelle.

L'assise subéreuse pourrait à peine mériter ce nom ; les parois externes ne présentent qu'une très légère formation cuticulaire colorable par le soudan ; les cellules ont conservé leur vitalité accusée par des divisions radiales et tangentielles (fig. 4). L'assise sous-jacente est également très active et montre les mêmes cloisonnements. Elle ne renferme que de petits grains d'amidon, alors que les cellules profondes sont bourrées de grains volumineux. L'assise externe tombe-t-elle et est-elle remplacée par l'assise sous-jacente, comme l'affirme Hovelacque? Je n'ai pas observé cette chute; elle ne paraît pas nécessaire, car les nombreuses divisions radiales et tangentielles de l'une et l'autre assise suffisent pour assurer un revêtement à la racine, quel que soit son accroissement en épaisseur.

Hovelacque a signalé sur les parois radiales de l'endoderme des épaississements très rapprochés du cylindre central ; ils « sont très peu accusés », ajoute-t-il. Toujours, au contraire, je les ai vus apparaître très nettement après coloration. Ils fixent vivement le vert d'iode et la phloroglucine ; ils ne prennent pas le soudan ; ce sont donc des épaississements ligneux et non subérifiés. Ils sont linéaires, peu allongés, et assez distants les uns des autres. Ils sont rapprochés du cylindre central, ce qui s'explique par la vitalité de l'endoderme, dont les cellules présentent de nombreuses divisions tangentielles et radiales ; les cellules externes issues de ces divisions prennent les caractères du parenchyme cortical, et les cellules internes gardent leurs caractères endodermiques.

Les assises externes et internes de l'écorce peuvent donc être considérées comme des assises génératrices fonctionnant l'une en direction centripète, l'autre en direction centrifuge ; le reste du parenchyme, bien que présentant également quelques divisions cellulaires, a une vitalité moindre, c'est plutôt un tissu de réserve.

Le cylindre central comprend un anneau libérien et une partie ligneuse centrale séparés par une assise génératrice ondulée. Le liber n'offre aucune particularité ; on y rencontre de nombreux îlots de tubes criblés, noyés dans un parenchyme cellulosique. Le bois comprend de gros vaisseaux réticulés, disposés sans ordre, et un parenchyme non lignifié, dont les éléments sont disposés en files rayonnantes, à l'exception des éléments centraux, qui ont gardé leur disposition méristématique.

Les pôles ligneux sont difficiles à reconnaître ; les vaisseaux primaires sont noyés dans des vaisseaux secondaires de toute taille. Pour reconnaître ces pôles, il faut pratiquer des coupes au voisinage du sommet. Hovelacque dit que les faisceaux sont tri ou tétrapolaires. J'ai vu des faisceaux tripolaires, j'en ai rencontré également qui étaient bipolaires ; cela varie avec le diamètre de la jeune racine. Lorsqu'elle est issue d'un tronc vigoureux, elle est grosse, et le nombre des pôles est de trois ou quelquefois de quatre ;

lorsqu'elle part d'un tronc grêle, elle est mince et ne présente plus que deux pôles.

Le nombre des pôles doit être plus constant et, par suite, seul caractéristique dans une racine issue de germination. Une coupe faite dans une pareille racine à 1 centimètre du collet montre (fig. 5) :

1° Une écorce très développée, recouverte d'une assise pilifère sans poils et comprenant une assise subéreuse, un parenchyme cortical externe avec méats et quelque lacunes, un parenchyme cortical interne formé de deux ou trois rangées de cellules disposées en lignes circulaires et radiales, et un endoderme typique ; aucun grain d'amidon dans cette écorce ;

2° Un cylindre central avec deux pôles libériens, deux pôles ligneux et quelques gros vaisseaux d'origine secondaire ; les deux pôles ligneux sont formés de deux à trois vaisseaux spiralo-annelés placés au voisinage du péricycle.

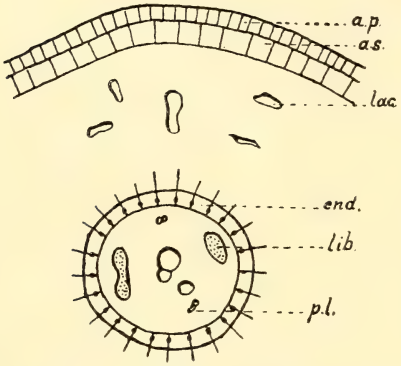


Fig. 5. — *Lat. clandestina.* Coupe transversale d'une racine principale issue de germination : *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *lac*, lacunes ; *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *pl*, pôle ligneux. (Grossissement : 95 diamètres.)

Contrairement à l'opinion d'Hovelacque, la racine de *Lathræa clandestina* est bipolaire et se rapproche par là de celle des Rhinanthacées, au lieu de s'en éloigner comme le dit cet auteur.

Hovelacque affirme que la croissance secondaire est faible ; quelques fouilles lui auraient prouvé le contraire ; les racines de 7 à 8 millimètres de diamètre ne sont pas rares.

Une coupe transversale de ces racines (fig. 6) montre que le cylindre central et l'écorce ont conservé leur épaisseur relative et se sont développés également. L'assise subéreuse n'a encore, comme revêtement protecteur, qu'une mince couche de subérine; elle présente les cloisonnements radiaux et transversaux observés sur les plus jeunes. L'écorce, gorgée d'amidon, est creusée de lacunes larges et nombreuses. L'endoderme a conservé ses caractères. Le liber est épais; le nombre des faisceaux libériens s'est accru ; le parenchyme semble être écrasé contre l'endoderme, car dans la partie externe les cellules sont aplaties; leurs parois tangentielles sont épaissies, et les divisions radiales sont nombreuses (fig. 7). Le bois montre deux zones faciles à distinguer à la loupe ; la ligne de démarcation est nette; elle n'est pas due à un calibre différent dans les vaisseaux, ou à un nombre moindre de ces vaisseaux de part et d'autre de cette ligne ; elle provient d'un épaississement

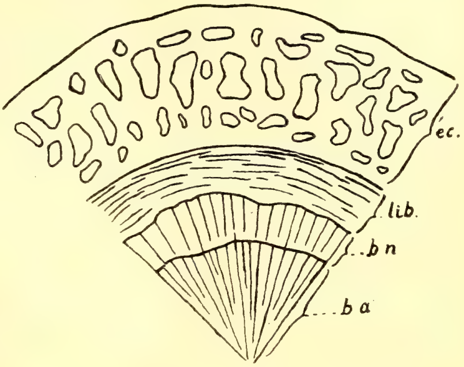


Fig. 6. — *Lat. clandestina.* Coupe transversale d'une portion de grosse racine : *éc*, écorce ; *lib*, liber ; *bn*, bois nouveau ; *ba*, bois ancien. (Grossissement : 15 diamètres.)

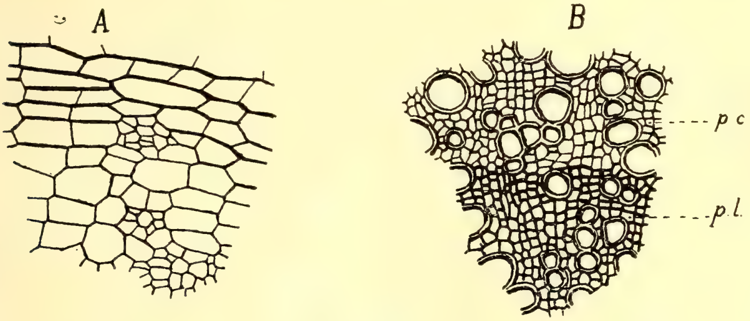


Fig. 7. — *Lat. clandestina.* Grosse racine.
A. Portion de liber et parenchyme libérien. (Grossissement : 150 diamètres.)
B. Portion de bois : *pc*, parenchyme cellulosique ; *pl*, parenchyme lignifié. (Grossissement : 55 diamètres.)

et d'une lignification des parois parenchymateuses dans la zone interne, lignification qui n'a pas atteint la région centrale (fig. 7).

La présence de ces deux zones ne permet pas de fixer à deux années l'âge de ces racines. On ne trouve pas l'équivalent d'un bois de printemps et d'un bois d'automne dans chacune de ces couches. Il peut y avoir des arrêts dans la végétation, mais ils ne se révèlent pas dans la structure. La lignification du parenchyme indique un état ancien, mais on ne peut affirmer qu'elle cesse et reprend avec les périodes de végétation. Les deux zones observées sont plutôt comparables à l'aubier et au cœur du bois de certains arbres qu'à des couches annuelles. Toutefois, comme ces grosses racines sont fixées sur des rameaux dépouillés de leurs écailles, fortement ramifiés et manifestement anciens, et comme elles sont apparues dès le développement de ces rameaux, vraisemblablement elles sont âgées elles-mêmes de plusieurs années.

II. **Lathræa squamaria.** — Je n'ai pu observer que des racines adventives prenant naissance sur de jeunes rhizomes et d'un diamètre inférieur à 2 millimètres.

Bowman (**4**) écrit : « De la tige souterraine, entre les écailles, sortent des fibres tendres portant une profusion de petits tubercules ou bulbes qui se fixent sur les racines de Frêne et de Noisetier. » Il s'assura que ces fibres partaient du rhizome en les suivant des suçoirs jusqu'entre les écailles, et, à l'aide du microscope, jusqu'à leur jonction avec les parties ligneuses du rhizome. Il ajoute que cette précaution était nécessaire, parce que beaucoup de racines d'arbres sont constamment trouvées « entangled » entre les écailles. Döll (**16**) a vu également ces racines adventives en forme de fil, non seulement à l'aisselle des écailles, mais sur d'autres parties des rhizomes écailleux. Krause (**44**) affirme qu'il n'y a pas de racines adventives dans les conditions normales, mais que de pareilles racines peuvent se développer sur un axe brisé dans des conditions mal connues. Hovelacque (**39**) dit seulement que « les racines étudiées sont des racines adventives, de même que chez la Clandestine ». Heinricher (**30**) met en doute les conclusions de Bowman et de Döll. Il a observé le cas de Bowman ; les choses ont souvent l'apparence de fins filaments radiculaires prenant naissance à l'aisselle des feuilles écailleuses ;

mais « toute recherche nouvelle a démontré que ces racines étaient seulement coincées entre le rhizome et la base de l'écaille ; et, en brisant l'écaille, on se rendait compte de la réalité ». Plus tard (**34**), il insiste encore sur l'absence de racines adventives chez *Lathræa squamaria* et considère cette particularité comme un bon caractère spécifique.

Sur tous les échantillons que j'ai examinés, les racines adventives étaient nombreuses, et je ne puis que confirmer entièrement les observations de Bowman. Ce sont des racines grêles, blanchâtres, de même couleur que le rhizome, et sous ce rapport se distinguent des racines de *Lathræa clandestina.* Elles sont ramifiées. Elles portent des suçoirs fixés aux racines étrangères. Une coupe du rhizone à leur naissance montre, sans erreur possible, qu'elles en dérivent et qu'elles ont une origine endogène. Bowman et Heinricher ont insisté avec raison sur la présence de nombreuses racines étrangères coincées entre les écailles. J'ai observé également ces racines étrangères; en écaillant les rameaux avec soin, il est facile de distinguer celles-ci des véritables racines adventives.

Il est possible que les racines adventives n'existent pas toujours avec la même abondance ; Heinricher n'a peut-être observé que des plantes jeunes, car il décrit un nœud à la base d'où partent deux rhizomes et de nombreuses racines, et il se demande à quel organe appartient ce nœud.

Le *Lathræa squamaria* peut se bouturer comme le *Lathræa clandestina.* Von Schacht (**68**), dans ses expériences faites au jardin botanique de Schöneberg, a vu croître et fleurir pendant plusieurs années des rhizomes transplantés. Heinricher a fait la même expérience sans obtenir des fleurs. Malgré leur abondance dans les rhizomes, les réserves ne suffisent pas pour assurer la végétation pendant plusieurs années et pour provoquer la formation des fleurs et des fruits. Il faut donc admettre qu'il y a eu production de racines adventives et nutrition aux dépens d'un hôte.

Je n'ai pas déterré de jeunes germinations. Bowman, Irmisch, Heinricher en ont décrit et figuré plusieurs. D'après ces figures, il ne semble pas que la racine principale ait un géotropisme très marqué. Le géotropisme est nul chez les racines adventives et chez les racines basilaires, comme l'a déjà fait remarquer Heinricher ; les unes et les autres croissent dans toutes les directions.

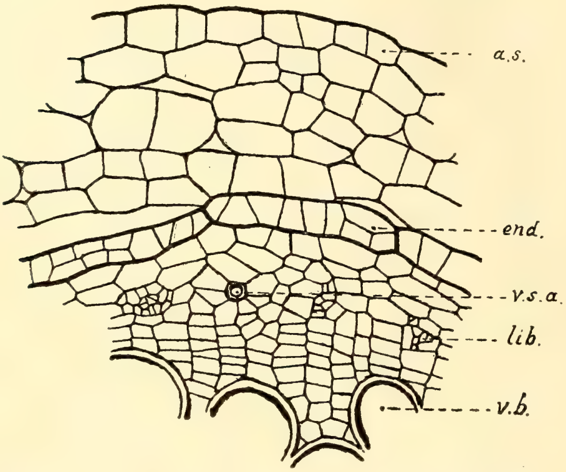


Fig. 8. — *Lat. squamaria.* Coupe transversale d'une racine : *as*, assise subéreuse ; *end*, endoderme ; *vsa*, vaisseau spiralo-annelé ; *lib*, liber ; *vb*, vaisseau du bois. (Grossissement : 200 diamètres.)

Les racines ne présentent jamais de poils absorbants ; leur sommet est protégé par une coiffe.

La figure 8 donne la coupe d'une jeune racine.

L'assise pilifère a déjà disparu.

L'assise superficielle a ses parois externes très légèrement épaissies et subérifiées ; ses cellules se recloisonnent radialement et quelquefois tangentiellement comme chez le *Lathræa clandestina* ; mais ici l'exfoliation est fréquente ; l'ensemble, constitué par une cellule primitive et les nombreuses divisions auxquelles elle a donné naissance, se détache par ses bords, se recroqueville et tombe ; une assise sous-jacente remplace la partie rejetée et subit bientôt le même sort.

Par suite de ces exfoliations répétées, le parenchyme cortical est peu épais ; il n'est formé que de cinq à six assises de grands éléments ne laissant entre eux que quelques méats, sans lacunes proprement dites ; il en résulte que toute la racine a une consistance plus ferme que chez le *Lathræa clandestina.* Les cellules du parenchyme se recloisonnent dans tous les sens ; elles renferment de petits grains d'amidon particulièrement abondants dans les couches profondes ; cet amidon disparaît dans les racines en voie de désorganisation ; il est récupéré par la plante avant la disparition de l'organe.

L'endoderme est très spécial. Hovelacque trouve que « ses cadres d'épaississement ne sont pas très accusés » ; Krause dit qu'il est difficile à différencier dans les racines jeunes et très facile dans les racines âgées, parce qu'il est formé de deux ou trois couches cellulaires. Je n'ai pas observé les épaississements isolés et caractéristiques. Lorsque l'endoderme est jeune, toutes les parois cellulaires sont très légèrement subérifiées; elles prennent une très légère teinte jaune avec le soudan ; plus tard les cellules s'allongent tangentiellement et subissent de nombreuses divisions, les nouvelles cloisons restent minces et cellulosiques ; en même temps la subérification s'accentue dans les parois de la cellule primitive, et l'ensemble forme une sorte d'individualité facilement reconnaissable, comme le dit Krause. L'endoderme ne renferme pas d'amidon. On observe fréquemment des décollements entre l'endoderme et l'assise corticale adjacente ; c'est vraisemblablement à un décollement général qu'il faut attribuer cette observation de Krause « que chez les racines âgées toute l'écorce est rejetée jusqu'à l'endoderme ». Par suite de cette individualisation précoce, l'endoderme ne peut être considéré comme engendrant le parenchyme cortical ; l'assise corticale externe, de durée très éphémère, ne peut être non plus une région génératrice ; le parenchyme cortical, peu développé d'ailleurs, se régénère par ses propres moyens.

Le liber est formé d'un parenchyme à petits éléments sans amidon avec nombreux tubes criblés répartis irrégulièrement en îlots. J'y ai observé les vaisseaux spiralo-annelés déjà signalés par Krause et que Hovelacque n'a pas rencontrés. Ils sont isolés, disposés sans ordre apparent, et sont au nombre de deux ou trois. Leur calibre est faible. Les cellules voisines sont disposées radialement. Ils ne sont pas particuliers au *Lathræa squamaria*; je les ai vus avec les mêmes caractères chez le *Lathræa clandestina*. Leur origine est inconnue. Ce sont peut-être des vaisseaux primaires qui ont été isolés dans la région périphérique du cylindre central par la formation de l'assise génératrice libéro-ligneuse dans une partie plus profonde qu'à l'ordinaire ;

la place très excentrique des premiers vaisseaux ligneux permet cette supposition.

Le bois est formé de vaisseaux larges, rayés, réticulés et quelquefois ponctués ; ils sont répartis sans ordre et rarement accolés par deux ; ils sont séparés par un parenchyme à parois minces et cellulosiques dans les jeunes racines que j'ai étudiées. Il n'y a pas de moelle.

Les pôles ligneux sont difficiles à distinguer. Krause affirme qu'ils sont au nombre de deux, tout près du péricycle ; Hovelacque en aurait vu deux ou trois.

La zone génératrice forme surtout du bois et peu de liber. L'accroissement en épaisseur est dû presque exclusivement au développement du système conducteur de la sève brute.

III. Conclusions. — Le *système radiculaire*, au moins dans les souches âgées, est constitué principalement par des racines adventives, tant chez *Lathræa clandestina* que chez *Lathræa squamaria*; on ne peut différencier ces deux espèces par la présence ou l'absence des racines adventives.

Les racines ont originellement une structure *bipolaire*, exceptionnellement tri ou tétrapolaire.

Elles ne présentent pas de *poils absorbants.*

Elles peuvent vivre *plusieurs années* et s'accroître en épaisseur.

Leur surface externe ne présente qu'une très mince *couche cuticulaire*; il n'y a pas formation d'une couche subéreuse ; les réparations cicatricielles, à la suite de blessures, se font par allongement des cellules voisines perpendiculairement à la surface altérée, et divisions tangentielles, sans apparition de liège.

Des *vaisseaux ligneux spiralo-annelés* peuvent être observés dans le liber.

La *moelle* n'existe pas.

L'écorce est surtout un tissu de réserve ; le cylindre central joue essentiellement un rôle conducteur.

Les *racines des deux espèces se distinguent*:

Par la *couleur*, jaune orangé chez *Lathræa clandestina*, blanchâtre chez *Lathræa squamaria*;

Par le *développement cortical*; l'écorce est épaisse chez *Lathræa clandestina*; elle est mince chez *Lathræa squamaria*, où l'exfoliation est fréquente;

Par la *fermeté*; l'écorce est lacuneuse chez *Lathræa clandestina* et ne présente que quelques méats chez *Lathræa squamaria*;

Par l'*endoderme*; épaississements lignifiés et rôle générateur du tissu cortical interne chez *Lathræa clandestina*; parois cellulaires subérifiées et cellules conservant leur individualité malgré des divisions nombreuses chez *Lathræa squamaria.*

CHAPITRE III

LES SUÇOIRS

Les suçoirs ou *haustoria* sont les véritables organes absorbants de la plante. Ils ont été signalés par Meyen (**58**) comme des pseudomorphoses des racines étrangères sur lesquelles ils étaient fixés. Unger (**76**) a montré leur véritable nature, et par la suite de nombreux travaux, que j'aurai l'occasion de citer et de discuter, ont été publiés à leur sujet.

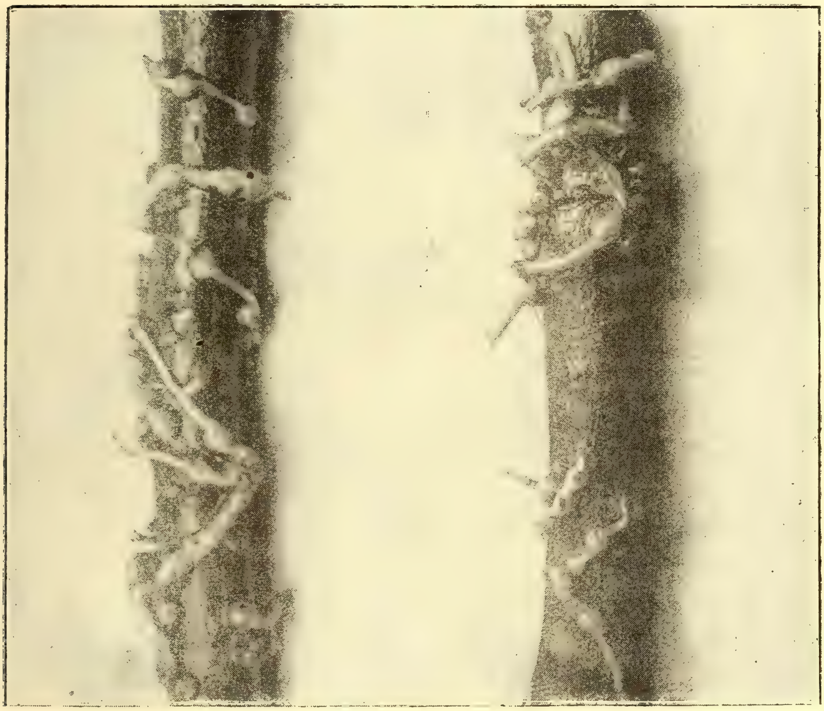
A. — Lathræa clandestina.

Les suçoirs ont été décrits et figurés par Duchartre (**17**). Chatin (**7**), Solms-Laubach (**73**) ont rectifié certaines erreurs de Duchartre et ont montré, en particulier, que les suçoirs pénètrent jusqu'au bois. Heinricher (**32**) leur a consacré un mémoire de près de cent pages avec nombreuses figures ; il n'a vu et étudié que des suçoirs fixés sur les racines de Saule; ses observations anatomiques, bien que très détaillées, ne présentent donc pas un caractère de généralisation suffisant ; il déclare lui-même n'avoir pu suivre, faute de matériel, le développement du suçoir ; il s'est peu occupé de physiologie. A. Fraysse (**21**) a entrepris, incidemment, l'étude physiologique des suçoirs de *Lathræa*; c'est sur l'Aune qu'il a vu le *Lathræa clandestina*; il ne donne aucune figure concernant cette espèce, qui, comme je l'ai déjà dit, paraît avoir été un peu sacrifiée par lui.

Je me suis proposé de revoir les conclusions des auteurs précédents et particulièrement celles de Heinricher, en étendant mes observations à un grand nombre de racines-hôtes appartenant aux familles végétales les plus diverses, et de les compléter par l'étude du développement, de la chute, et de la réaction de l'hôte, questions qui, jusqu'ici, n'avaient été qu'ébauchées.

J'envisagerai successivement : les caractères externes, la structure anatomique, l'origine et le développement, la fixation sur les corps étrangers, la nutrition, la réaction de l'hôte et les dégâts produits.

I. Aspect extérieur. — Les suçoirs forment de nombreux renflements sur les racines de la plante mère rampant à la surface des racines étrangères (Peuplier, Saule, Aune, etc.) (Pl. I). Ils sont solidement fixés, et la racine formatrice se brise lorsqu'on essaie de les détacher. L'affirmation de Duchartre, lorsqu'il écrit : « L'adhérence que le suçoir contracte avec les racines-hôtes ne paraît être jamais forte, car tous ceux que j'ai vus se sont détachés sous une traction assez légère, » ne peut s'appliquer qu'à des suçoirs en voie de



Pl. I. — Deux fragments de racines de Peuplier garnies de suçoirs de *Lat. clandestina*; photographies prises les 28 et 29 mars 1915. (Gr. nat.)

développement. Ils sont quelquefois si nombreux qu'ils semblent être soudés les uns aux autres et donnent l'illusion d'un chapelet dont chacun d'eux constituerait les grains, enlaçant et enserrant étroitement la racine-hôte.

Ils se développent et s'appliquent sur des organes souterrains de toute taille; on en trouve sur des racines de plus de 1 centimètre de diamètre et sur les radicelles les plus fines d'un diamètre de 2 à 3 dixièmes de millimètre. Ils se rencontrent sur les rhizomes et les tubercules, aussi bien que sur les racines. Ils se développent sur les racines mortes comme sur les racines vivantes. J'en ai trouvé sur des corps inertes. Dans une fouille, j'ai déterré un morceau d'ardoise sur lequel trois suçoirs, appartenant à une même racine, étaient fixés ; l'un d'eux, le plus ancien, se détacha à la main, les autres ne purent être enlevés qu'à l'aide d'un couteau. Dans une autre fouille, j'ai récolté des suçoirs fixés sur des graviers de nature granitique ; la nature friable de ces graviers rendait l'adhérence moins forte.

Leur développement en épaisseur, sur les côtés de la racine-mère, provoque une déviation de cette dernière, qui, un peu plus loin, peut se rapprocher de la racine-hôte et former un nouveau suçoir.

La couleur est jaune orangé comme celle de la racine.

Les suçoirs, vus de face, ont une forme elliptique ; vus de côté, ils sont aplatis et s'appliquent, par une assez grande surface, sur le support dont ils épousent la forme; ils entourent presque complètement les organes de petit diamètre.

Leur taille varie avec celle du support ; ils sont gros sur les grosses racines, plus petits sur les fines radicelles. Leur plus grand diamètre est ordinairement de 3 à 4 millimètres, exceptionnellement il peut atteindre 5 et 6 millimètres ; il ne descend guère au-dessous de 1 millimètre. Je n'en ai pas rencontré de la grosseur du doigt, comme l'indique Pitra (**64**), et ceux qui, par la taille, sont comparables à un pois, comme le signale Solms-Laubach, sont très rares.

Le grand axe de l'ellipse se confond généralement avec une des génératrices du cylindre auquel on peut assimiler la racine-hôte; il n'est pas en rapport avec l'axe de la racine-mère, qui, suivant la direction de croissance, est parallèle à l'axe de la racine-hôte ou incliné jusqu'à 90°. Ce fait, qui a été signalé par la plupart des auteurs, n'est cependant pas général. Lorsque la surface-support est irrégulière, comme sur un tubercule d'Arum, une écaille de *Lathræa*, une nodosité bactérienne, un morceau de schiste, la direction du grand axe est généralement déterminée par une saillie de cette surface. Dans tous les cas, ce qui détermine la forme et le plan de symétrie du suçoir, ce n'est pas la racine-mère, c'est uniquement l'organe-support.

Duchartre, Chatin, disent que les suçoirs sont tantôt latéraux, tantôt terminaux. Ils ne sont jamais à l'extrémité même de la racine, comme l'a déjà observé Heinricher (**30**). L'extrémité de la racine est parfois très fine, quelquefois elle est presque collée à la surface du suçoir; dans quelques cas elle est en voie de désorganisation à la suite d'une blessure, mais toujours, ou on peut l'observer se prolongeant au delà du suçoir, ou on en trouve des restes, ou elle a laissé une cicatrice en se déchirant. On peut même observer plusieurs prolongements, car, assez souvent, une ramification se forme au point même où s'est développé un suçoir ; cette ramification peut remplacer l'extrémité atrophiée.

II. STRUCTURE ANATOMIQUE. — Dans tout suçoir, on peut distinguer une partie externe volumineuse et une partie profonde qui s'enfonce à l'intérieur de l'organe nourricier. Cette dernière a généralement la forme d'un coin ; c'est le « Saugfortsatz » de Heinricher ; je l'appellerai : *cône de pénétration.* Dans les suçoirs normaux, complètement développés, il traverse toute l'écorce et pénètre jusqu'au bois. Cette pénétration, sur laquelle j'aurai l'occasion de revenir, n'a pas été vue par Duchartre, et tous les auteurs se sont étonnés d'une pareille méprise de la part d'un botaniste distingué ; Duchartre n'a dû observer que des suçoirs en voie de développement, comme je l'ai déjà fait remarquer, ou des suçoirs anormaux, comme j'aurai l'occasion d'en décrire. Dans les cas ordinaires, la pénétration jusqu'au bois s'observe à l'œil nu ; en soulevant l'écorce, on voit, au-dessous du suçoir, à la surface du bois, une ligne brune, de plusieurs millimètres de longueur, dirigée suivant une génératrice ; en grattant légèrement la surface, on s'aperçoit que cette ligne correspond à un sillon creusé dans le bois.

Une coupe transversale et médiane (fig. 9) montre une partie axiale que Heinricher a assez justement comparée à un clou ; elle est formée en majeure partie par des éléments conducteurs, des trachéides à ornementations lignifiées et réticulées. La tête du clou, où ces éléments forment une masse globuleuse, est le « Tracheidenkopf » de Heinricher ; je l'appellerai le *noyau de trachéides*. La pointe du clou va jusqu'au sommet du cône de pénétration ; elle n'est formée que d'une ou deux rangées des mêmes éléments ; c'est le « Tracheidenplatte » de Heinricher ; je l'appellerai *plaque de trachéides*.

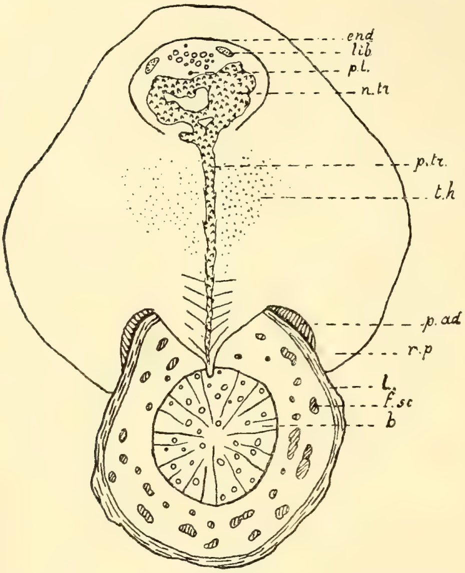


Fig. 9. — Coupe transversale d'un suçoir de *Lat. clandestina* et de la racine-hôte (Chèvrefeuille) : *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *pl*, pôle ligneux ; *n.tr*, noyau de trachéides ; *ptr*, plaque de trachéides ; *th*, tissu hyalin ; *pad*, papilles adhésives ; *r.p*, replis préhenseurs ; *l*, liège ; *fsc*, fibres de sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 25 diamètres.)

La plaque de trachéides est entourée, dans sa partie supérieure, par un tissu clair à parois tendres se distinguant par sa teinte du parenchyme voisin; en raison de son aspect, je le désignerai sous le nom de *tissu hyalin*. Il dessine assez bien la forme d'un cœur mal délimité sur ses bords. Duchartre comparait l'ensemble du noyau de trachéides et du tissu hyalin à une ellipse « dans laquelle le corps ligneux de la racine occuperait l'un des foyers ».

Le reste du suçoir est formé par un parenchyme plus ou moins lacuneux avec une assise périphérique, dont les parois externes sont légèrement subérifiées. Ce parenchyme s'étend sur les côtés de la racine-hôte en deux lobes qui assurent la fixation ; Chatin les a désignés sous le nom de *replis préhenseurs.* Entre chaque repli et le cône de pénétration, se trouve une sorte de gouttière occupée par des éléments lignifiés allongés perpendiculairement à la surface de contact. Ce sont les « Ansatzpapillen » de Heinricher, ou *papilles adhésives.*

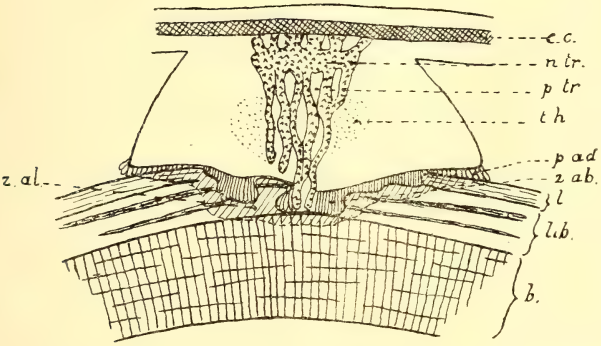


Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un suçoir de *Lat. clandestina* et de la racine de Chèvrefeuille sur laquelle il est fixé : *cc*, cylindre central ; *ntr*, noyau de trachéides ; *ptr*, plaque de trachéides ; *th*, tissu hyalin ; *pad*, papilles adhésives ; *zab*, zone absorbante ; *zal*, zone de la racine-hôte altérée par le parasite ; *l*, liège ; *lib*, parenchyme cortical et libérien ; *b*, bois. (Grossissement : 17 diamètres.)

En coupe longitudinale et médiane, les différentes parties se présentent comme le montre la figure 10. On reconnaît : le noyau de trachéides en relation avec le cylindre central de la racine-mère ; la plaque de trachéides qui se présente ici sous sa forme étalée et qui est toujours entourée par le tissu hyalin ; le parenchyme cortical, largement étalé sur la surface de contact sans déterminer des replis préhenseurs ; les papilles adhésives s'étendant jusqu'à l'extrémité de cette surface et se développant même sur les bords ; le cône de pénétration qui s'enfonce irrégulièrement et atteint le bois dans la région médiane. Les éléments terminaux de ce cône sont allongés perpendiculairement à la surface ; ils constituent une zone palissadique que j'appellerai *zone absorbante.*

Les deux coupes précédentes laissent deviner ce que sera une coupe tangentielle pratiquée dans la région médiane. Une ligne centrale, où l'on reconnaît une vingtaine d'éléments conducteurs lignifiés, noyés dans un parenchyme de petites cellules, représente la plaque de trachéides ; elle est entourée par le tissu hyalin, qui dessine une ellipse ; le parenchyme cortical forme le reste avec son assise périphérique à parois externes subérifiées.

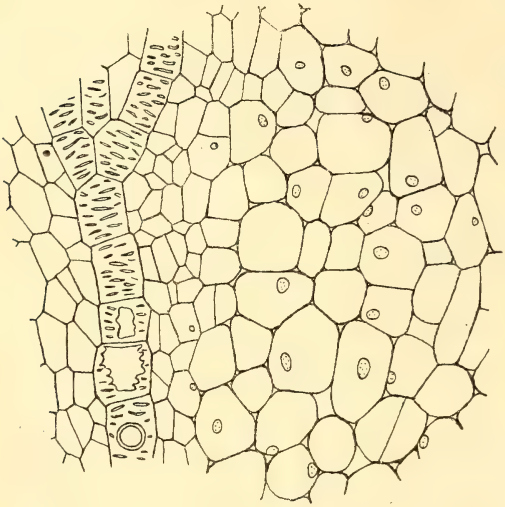


Fig. 11. — *Lat. clandestina.* Une file de trachéides dans une coupe transversale d'un suçoir, avec parenchyme voisin et tissu hyalin. (Grossissement : 185 diamètres.)

Mes dessins sont, dans leur ensemble, comparables aux figures données par Heinricher. Je n'insisterai que sur quelques détails omis par cet auteur et de nature à expliquer le rôle et la signification du suçoir.

La partie supérieure du noyau de trachéides est formée par le cylindre central de la racine-mère. Dans une coupe transversale du suçoir, il apparaît coupé transversalement, obliquement ou longitudinalement, suivant la direction de l'axe de cette racine par rapport à celui de la racine-hôte. S'il est coupé transversalement, on peut y reconnaître les pôles ligneux et libériens et déterminer l'orientation du suçoir par rapport à ces pôles. Dans la figure 9, le suçoir s'est développé en regard d'un pôle ligneux ; dans d'autres cas, il se forme en face d'un pôle libérien, ou dans un intervalle. Il n'y a pas de règle fixe.

Dans le noyau, les trachéides sont particulièrement nombreux, tassés dans la région centrale, formant une sorte de plaque (fig. 10), de laquelle se détachent, vers le haut, des rangées de trachéides, sorte de trabécules, qui se mettent en rapport avec les vaisseaux ligneux de la racine-mère, et vers le bas avec les éléments constitutifs de la plaque.

La figure 11 représente une file de trachéides; les éléments en sont gros et courts; les mailles du réticulum lignifié sont très serrées. Les cellules voisines sont petites, fréquemment allongées suivant l'axe; mais on n'y peut distinguer aucun élément semblable à un tube criblé; le suçoir ne possède en propre que des éléments conducteurs à parois lignifiées.

L'endoderme forme un arc presque fermé entourant le noyau dans ses parties supérieure et latérales. Comme dans la racine, on y reconnaît les épaississements lignifiés sous forme de bandes peu serrées, et les divisions tangentielles et radiales. Les caractères s'atténuent peu à peu au fur et à mesure qu'on se rapproche de la plaque de trachéides; les cellules perdent leur régularité; la lignification, qui apparaît encore sur les cloisons obliques des cellules polygonales, s'affaiblit et disparaît. Malgré cette disparition graduelle, l'endoderme se reconnaît encore assez loin pour montrer que le tissu hyalin est toujours en dehors de lui.

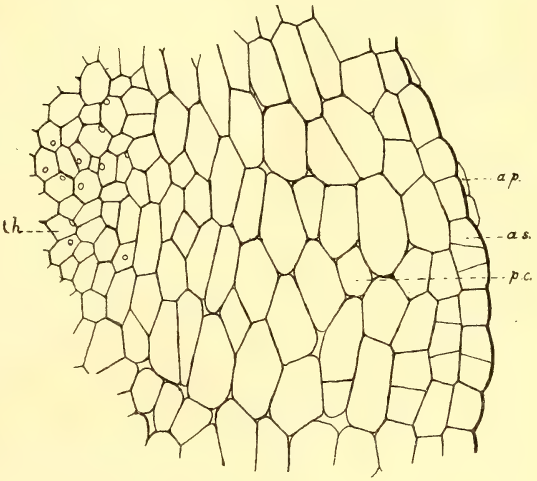


Fig. 12. — *Lat. clandestina.* Une portion du parenchyme cortical et du tissu hyalin dans une coupe transversale d'un suçoir: *ap*, débris de l'assise pilifère; *as*, assise subéreuse; *pc*, parenchyme cortical; *th*, tissu hyalin. (Grossissement : 90 diamètres.)

Le tissu hyalin dérive donc de l'écorce. Il est formé de petites cellules à parois minces, peu serrées, avec nombreux méats (fig. 11 et 12). Les noyaux cellulaires sont volumineux ; ils persistent parfois même après l'action de l'eau de Javel et montrent de nombreuses granulations ; ce sont vraisemblablement les cristaux protéiques signalés par Radklöfer et étudiés par Heinricher et Zimmermann (**78**).

Heinricher distingue deux parties dans le parenchyme externe : la partie profonde à éléments allongés tangentiellement, sans grands méats, avec petits grains d'amidon ; la partie externe, prolongement du tissu cortical de la racine-mère, présentant de gros grains d'amidon, dans de grandes cellules polyédriques, laissant entre elles de larges méats qui n'arrivent jamais cependant à former de grandes lacunes comme dans la racine. Ces deux parties peuvent se reconnaître sur la figure 12; mais on remarquera que leur délimitation n'est pas précise; le passage de l'une à l'autre est insensible ; c'est par un passage graduel également qu'on arrive au tissu hyalin ; tout cet ensemble a la même origine et provient de la différenciation du tissu cortical de la racine. La présence d'amidon n'est pas constante; la délimitation ne peut donc se faire par la différence de grosseur des grains.

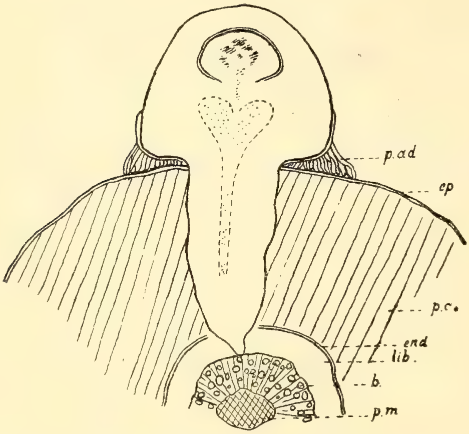


Fig. 13. — *Lat. clandestina.* Suçoir fixés ur un rhizome de la même plante : *pad*, papilles adhésives; *ep*, épiderme ; *pc*, parenchyme cortical; *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *b*, bois ; *pm*, parenchyme médullaire. (Grossissement : 15 diamètres.)

Les replis préhenseurs sont considérés comme essentiels par Chatin; pour Heinricher, ils ne sont pas constants et ne se rencontrent qu'accidentellement, particulièrement sur les petites racines, alors qu'ils font défaut sur les plus grosses. L'opinion de Heinricher est exagérée. Les replis préhenseurs existent presque toujours, mais leur développement est tardif, et leur taille est variable. Lorsqu'ils font défaut, comme je l'ai observé en particulier sur certains rhizomes de *Lathræa clandestina* (fig. 13), c'est que le développement du suçoir n'est pas achevé ; dans l'exemple figuré, le noyau de trachéides était à peine ébauché, et dans la plaque on ne distinguait aucun élément conducteur. Dans les suçoirs fixés sur ardoise (fig. 14), les replis préhenseurs sont volumineux; la gouttière qu'ils isolent est profonde ; ils ne sont pas développés en proportion des éléments puisés dans l'hôte; ils jouent surtout un rôle mécanique. Ils assurent l'adhérence du suçoir conjointement avec les papilles adhésives ; au début, la fixation est assurée par ces dernières ; plus tard, les replis préhenseurs viennent augmenter l'adhérence. Ils font partie intégrante de l'organisation ; ils ne sont pas surajoutés accidentellement.

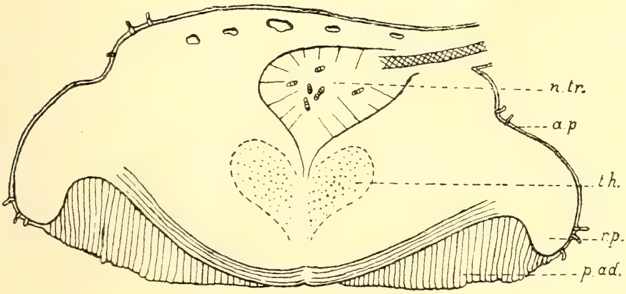


Fig. 14. — *Lat. clandestina.* Suçoir développé sur schiste ardoisier : *ntr*, noyau de trachéides ; *ap*, assise pilifère ; *th*, tissu hyalin ; *rp*, replis préhenseurs ; *pad*, papilles adhésives. (Grossissement : 15 diamètres.)

Toute la région externe du suçoir est revêtue d'une assise dont les parois externes sont subérifiées; elle est identique à l'assise subéreuse de la racine, qu'elle ne fait d'ailleurs que continuer.

Exceptionnellement, et sur les suçoirs jeunes, l'assise pilifère persiste ; elle est rarement complète, le plus souvent elle est à l'état de lambeaux épars. Elle était cependant continue sur les suçoirs trouvés sur ardoise (fig. 14) ; elle émettait quelques poils, qui donnaient à la surface, vue à la loupe, un aspect pubescent. Ces poils jouent-ils un rôle dans l'alimentation ? Se sont-ils développés parce que le suçoir ne pouvait rien puiser dans son support? A cet égard, on ne pourrait qu'émettre des hypothèses.

Les papilles adhésives sont de longues cellules qui s'appliquent fortement sur la surface de contact et s'insinuent dans les moindres replis ; à leur extrémité, elles sont souvent entremêlées les unes dans les autres et présentent une forme ondulée. Leurs parois sont partiellement lignifiées ; elles prennent une teinte verdâtre avec la solution vert d'iode-carmin aluné; cette lignification s'accentue avec l'âge. L'adhérence est assez forte, sinon pour produire le décollement du liège de la racine-hôte, au moins pour le suivre dans son exfoliation. La figure 15 montre le liège en partie soulevé, refoulé par la pression du cône de pénétration, et auquel les papilles restent encore adhérentes. Elles ne sont qu'une modification des cellules de l'assise pilifère. Les figures 13 et 14 sont très significatives à cet égard ; elles montrent la continuité entre l'assise pilifère et la couche des papilles adhésives.

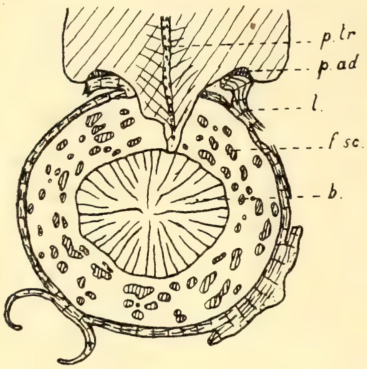


Fig. 15. — *Lat. clandestina.* Suçoir fixé sur une racine d'orme : *ptr*, plaque de trachéides ; *pad*, papilles adhésives ; *l*, liège ; *fsc*, sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 16 diamètres.)

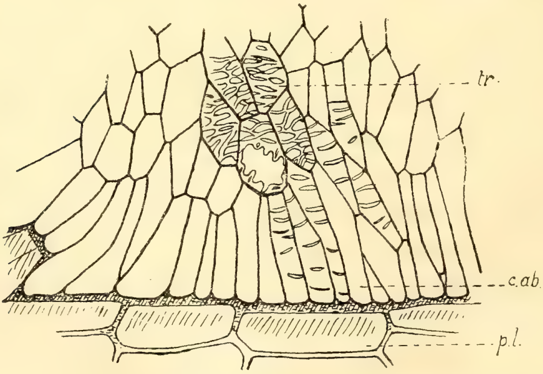


Fig. 16. — *Lat. clandestina.* Extrémité d'un cône de pénétration coupé longitudinalement en contact avec le parenchyme ligneux du cylindre central d'une racine de Chèvrefeuille : *tr*, trachéides ; *cab*, cellules absorbantes ; *pl*, parenchyme ligneux. (Grossissement : 180 diamètres.)

L'étude du développement confirmera encore cette manière de voir. On peut dire que, sur la surface de contact, toutes les cellules de l'assise pilifère se sont allongées vers l'extérieur ; elles se sont adaptées à une fonction nouvelle ; elles se sont collées à cette surface et, en durcissant leurs parois, elles ont constitué de solides crampons.

La zone absorbante est également formée d'éléments allongés, moins serrés et non enchevêtrés. C'est une sorte de tissu palissadique déjà bien figuré par Solms-Laubach, moins bien représenté par Heinricher. Les cellules s'accolent fortement au tissu ligneux de l'hôte dans la région médiane et le digèrent peu à peu (fig. 16) ; sur les côtés, elles s'insinuent dans le parenchyme cortical d'une digestion plus facile; elles s'étalent et se dirigent dans tous les sens suivant la résistance des éléments qu'elles rencontrent (fig. 17). Originellement, elles dérivent de l'assise pilifère; fonctionnellement, ce sont des poils absorbants, avec cette différence que leur croissance terminale s'accompagne de cloisonnements transversaux dans la partie basilaire donnant naissance à un tissu dense et serré.

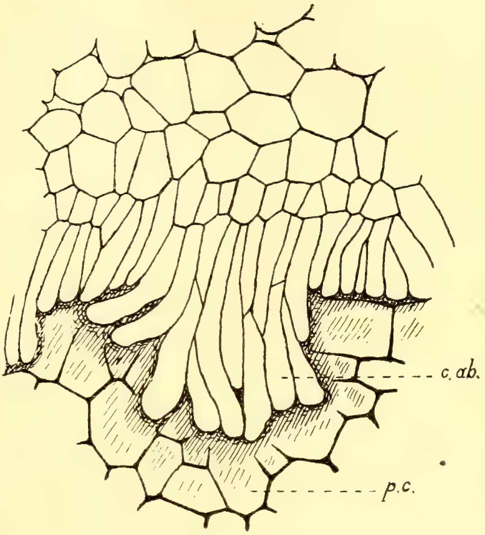


Fig. 17. — *Lat. clandestina.* Région latérale de la coupe longitudinale d'un cône de pénétration fixé sur racine de Chèvrefeuille, montrant la digestion du parenchyme cortical : *cab*, cellules absorbantes ; *pc*, parenchyme cortical de l'hôte. (Grossissement : 180 diamètres.)

Les trachéides apparaissent et se différencient jusqu'à l'extrémité du cône lorsqu'il y a contact avec le bois de l'hôte (fig. 16). Certaines cellules absorbantes présentent déjà des granulations à l'intérieur de leur membrane ; ces granulations s'étendent et constituent des bandes espacées d'abord, puis de plus en plus serrées ; enfin des anastomoses apparaissent et forment un réseau, véritable et solide squelette. Des éléments encore absorbants par une extrémité sont donc déjà différenciés à l'autre ; c'est là un développement spécial d'éléments à différenciation très précoce.

Les cellules parenchymateuses du cône sont orientées parallèlement à la surface dans une coupe transversale. Sur une coupe tangentielle, elles sont dirigées perpendiculairement à cette surface (fig. 18). Dans la région médiane de cette sorte de coin enfoncé dans l'hôte, on reconnaît la plaque de trachéides ; elle est entourée de petits éléments où je n'ai pu déceler la présence d'aucune membrane grillagée rappelant la présence d'un tube criblé. Sur les bords de ce coin, les cellules sont fortement allongées, et leurs sommets sont noyés dans une masse mucilagineuse produite par la digestion des tissus de l'hôte. Elles rappellent par leur forme les cellules de la pointe du cône ; elles doivent, elles aussi, contribuer à la nutrition du parasite.

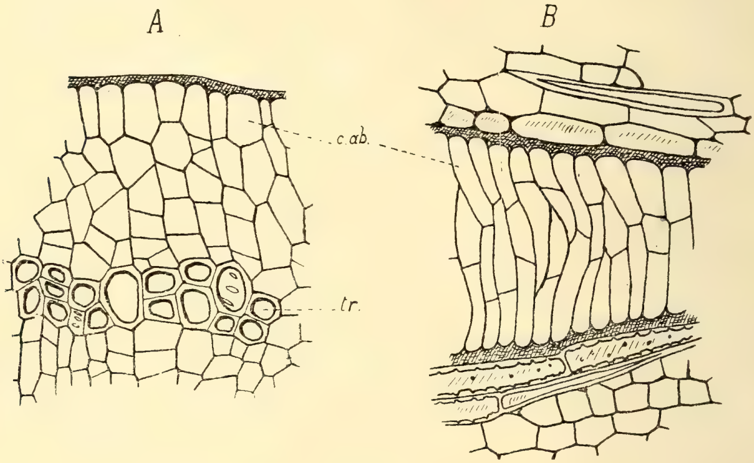


Fig. 18. — *Lat. clandestina.* Coupe tangentielle d'un cône de pénétration enfoncé dans une racine de Chèvrefeuille : *cab*, cellules absorbantes ; *tr*, trachéides. (Grossissement : 180 diamètres.) — A. Région médiane ; B. Région latérale.

L'étude de la structure nous a montré déjà que le suçoir est le résultat d'un gonflement latéral de la racine et que, par sa forme, par sa symétrie bilatérale évidente, il ne peut être comparé à une ramification de cette racine. L'étude du développement va confirmer cette manière de voir.

III. Origine et développement. — Les figures de Heinricher (**32**) montrent plutôt la structure du cylindre central d'une jeune racine que celle d'un suçoir en voie de développement. Cet auteur avoue d'ailleurs n'avoir pu suivre. ce développement, ni la pénétration dans la racine-hôte Il pense que tout se passe comme chez les autres Rhinanthacées étudiées par Leclerc du Sablon (**47**).

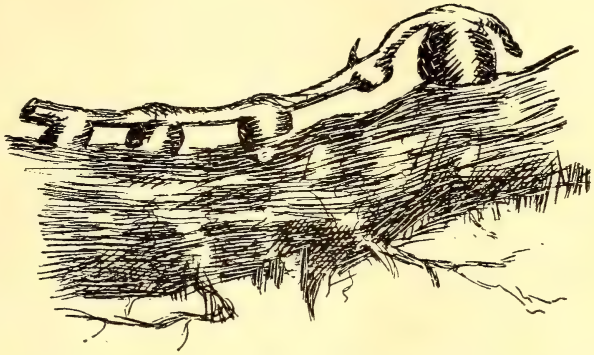


Fig. 19. — *Lat. clandestina.* Racine avec cinq suçoirs à divers états de développement sur racine de Saule. (Grossissement : 4 diamètres.)

On ne peut observer l'évolution du suçoir, comme celle d'un organe aérien visible à tout instant; il faut se contenter des résultats de fouilles plus ou moins heureuses et pouvoir distinguer les suçoirs en voie de croissance des suçoirs arrêtés dans leur développement.

La figure 19 représente une racine de *Lathræa clandestina* garnie de cinq suçoirs inégalement développés. Le plus gros est voisin de l'extrémité; il était bien adhérent et sa structure était normale. Les autres ou n'étaient pas encore fixés, ou se détachèrent facilement de la grosse racine de Saule à la surface de laquelle rampait la racine parasite. Ceux qui n'adhéraient pas pouvaient être considérés comme arrêtés dans leur développement. La croissance rapide du gros suçoir, manifestement apparu le dernier, avait écarté les deux racines l'une de l'autre; les suçoirs voisins

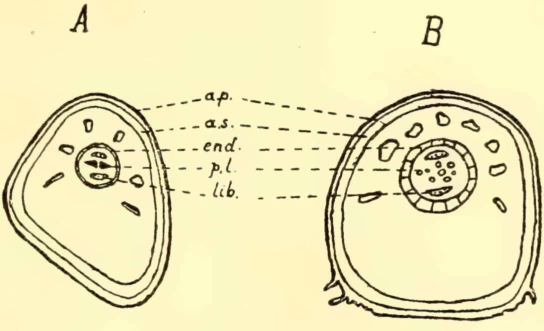


Fig. 20. — *Lat. clandestina.* Jeunes suçoirs en coupe transversale : *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *end*, endoderme ; *pl*, pôles ligneux ; *lib*, liber. (Grossissement : 33 diamètres.) — A. Très jeune suçoir ; B. Suçoir plus âgé.

n'avaient pu conserver le contact avec le support, et leur croissance avait été arrêtée. Il semble donc que le contact d'un corps étranger soit la cause déterminante : dès que ce contact cesse, le développement s'arrête.

Dans tous les cas, un gonflement latéral dirigé vers la racine étrangère constitue la première ébauche d'un suçoir.

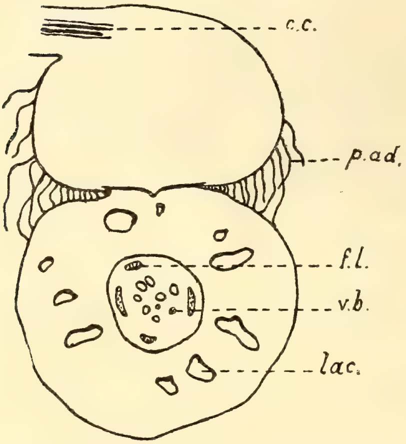


Fig. 21. — *Lat. clandestina.* Jeune suçoir commençant sa pénétration dans une racine de la même espèce : *cc*, cylindre central de la racine-mère ; *pad*, papilles adhésives ; *fl*, faisceaux libériens ; *vb*, vaisseaux du bois ; *lac*, lacunes. (Grossissement: 25 diamètres.)

La figure 20 représente la coupe transversale de deux jeunes suçoirs. Dans le plus jeune, le lobe originel est unique ; dans l'autre, l'aplatissement contre la surface de fixation est déjà apparent. Dans les deux cas, le cylindre central n'a subi aucune modification ; l'endoderme est circulaire et continu, entourant les vaisseaux ligneux et libériens. L'écorce seule s'est développée. Elle est entourée par une assise pilifère continue qui, au stade le plus avancé, émet déjà des prolongements sur la surface d'adhérence et sur les côtés. L'assise sous-jacente, par sa régularité, apparaît comme la future assise subéreuse. Le parenchyme cortical est massif dans la partie renflée et ne présente aucune lacune. Dans les deux cas, le développement s'est fait en regard d'un faisceau libérien. J'ai cité plus haut un exemple de développement face à un pôle ligneux. Le suçoir peut se développer dans toutes les directions par rapport à la racine-mère ; il n'est influencé dans son développement que par la position de la racine-hôte.

Y a-t-il un foyer procambial bien limité, comme l'a vu Granel (**27**) chez quelques parasites ? Il semble que toutes les cellules du parenchyme prennent part à la croissance; j'ai déjà montré qu'elles étaient toutes susceptibles de divisions;

on observe la multiplication des unes et des autres sans qu'on puisse fixer une région où la division soit plus active ; l'assise pilifère, par des divisions radiales, s'allonge au fur et à mesure du développement, en même temps qu'elle donne naissance aux premiers poils.

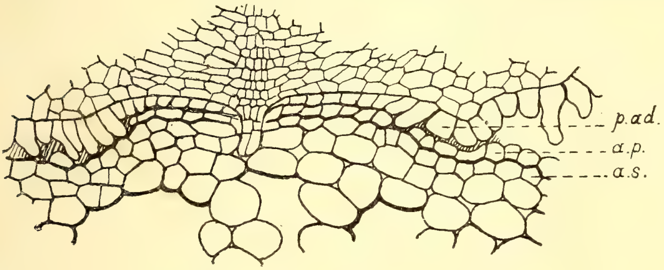


Fig. 22. — *Lat. clandestina.* Pénétration d'un jeune suçoir dans une racine de la même plante : *pad*, papilles adhésives ; *ap*, assise pilifère de la racine-hôte ; *as*, assise subéreuse de la même racine. (Grossissement : 80 diamètres.)

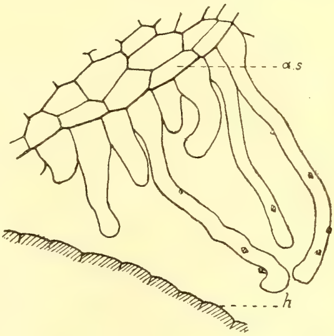


Fig. 23. — *Lat. clandestina.* Poils adhésifs d'un jeune suçoir non encore fixés au support, *h*; *as*, assise subéreuse du suçoir. (Grossissement : 140 diamètres.)

Le suçoir est à peine ébauché que déjà sa pénétration dans l'hôte commence. C'est ce que montre la figure 21. La racine-mère est coupée obliquement, et son cylindre central n'a pu être indiqué. Une légère pointe s'enfonce dans l'hôte qui, dans ce cas, est une racine de *Lathræa clandestina.* Les poils de l'assise pilifère sont abondants et dans leur croissance ils se dirigent vers le support. Le suçoir ne présente encore aucune ébauche d'organisation. A un plus fort grossissement (fig. 22), on voit une orientation dans la région axiale ; les cellules sont légèrement allongées suivant cet axe, particulièrement à la pointe ; là deux files cellulaires ont perforé et digéré les trois assises superficielles. Les papilles adhésives sont aplaties et légèrement lignifiées au voisinage de l'axe; un peu plus loin elles sont allongées et appliquées fortement contre les cellules de l'hôte qu'elles ont comprimées et parfois digérées. La figure 23 représente quelques poils latéraux. Ils sont longs, contournés, et présentent un gros noyau au voisinage de leur extrémité ; des particules de terre adhèrent à leur surface ; ils ont l'aspect des poils absorbants classiques. En ont-ils la fonction? Peuvent-ils puiser dans le sol des éléments nutritifs? Ils ne semblent pas attirés par les particules alimentaires; ils se dirigent tous vers le support, recherchant plutôt un point de fixation ; lorsqu'ils le rencontrent, ils s'y fixent, et, dans le cas contraire, ils meurent et se détachent avec l'assise pilifère voisine. Dans le cas de supports inertes, les poils latéraux, non adhérents, semblent persister davantage, sans qu'on puisse affirmer qu'ils remplacent fonctionnellement la zone absorbante qui n'a pu se développer.

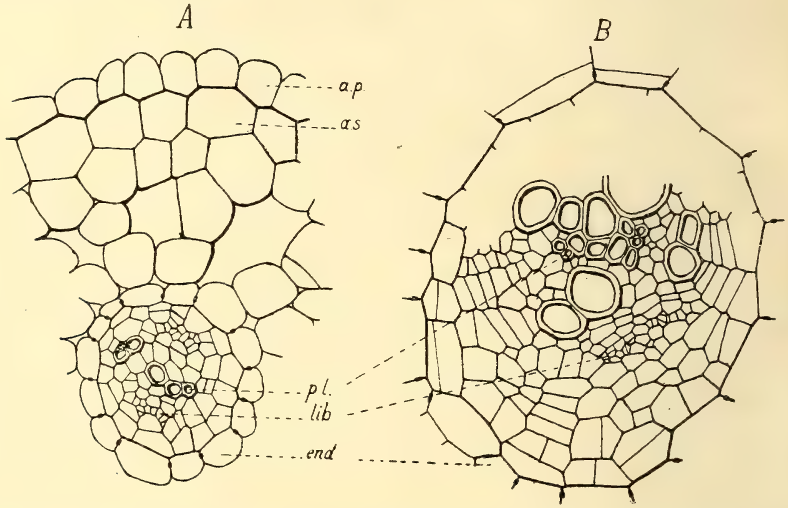


Fig. 24. — *Lat. clandestina.* Coupe transversale du cylindre central de deux jeunes suçoirs: *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *pl*, pôles ligneux ; *lib*, liber ; *end*, endoderme. (Grossissement : 185 diamètres.) — A. Très jeune suçoir, le gonflement cortical non représenté est dirigé vers le bas ; B. Suçoir plus âgé ; dans la région inférieure, correspondant au gonflement cortical, le péricycle s'est multiplié, l'endoderme est encore continu.

En même temps que le suçoir s'organise par sa base, le cylindre central de la racine-mère se modifie. Dans la figure 24 (A), il est à peine allongé suivant l'axe ; à un stade plus avancé (fig. 24, B), les cellules du péricycle et du parenchyme libérien se sont divisées et multipliées. L'endoderme prend une forme elliptique; puis, prenant part à la multiplication, il perd ses caractères dans la région axiale et semble s'ouvrir. Il est réduit à l'état d'arc plus ou moins fermé, et dans la région axiale la limite entre le cylindre central et l'écorce n'est plus distincte. Le rôle du cylindre central est sensiblement le même que dans le développement du suçoir de *Thesium divaricatum* étudié par Granel.

Les trachéides s'organisent d'abord dans la région centrale, où ils formeront le noyau, puis dans la région axiale pour constituer la plaque; la différenciation s'opère en direction centrifuge et suit la marche du cône dans sa progression.

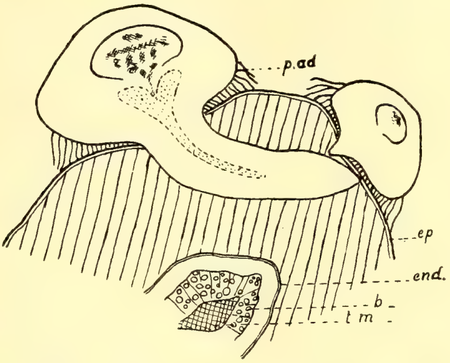


Fig. 25. — *Lat. clandestina.* Deux suçoirs, dont l'un très jeune, fixés sur un rhizome de la même espèce : *pad*, papilles adhésives ; *ep*, épiderme; *end*, endoderme ; *b*, bois; *tm*, tissu médullaire. (Grossissement : 12 diamètres.)

Le tissu hyalin s'individualise à son tour ; il apparaît au voisinage de la plaque et s'étend vers la périphérie.

Le cône de pénétration se dirige normalement vers l'axe de la racine-hôte ; il semble attiré par la sève brute qui circule dans les vaisseaux ligneux. Exceptionnellement, j'ai rencontré quelques suçoirs dont le cône semblait désorienté. Deux jeunes suçoirs adhéraient à un rhizome de *Lathræa* (fig. 25); le cône du plus volumineux, après s'être dirigé vers l'axe, avait pris une direction oblique, et sa pointe affleurait la surface au-dessous du plus jeune suçoir,

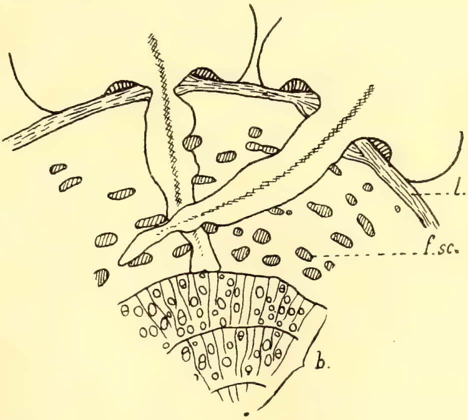


Fig. 26. — *Lat. clandestina.* Deux suçoirs fixés sur une racine de Peuplier âgée de trois ans : *l*, liège ; *fsc*, fibres de sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 11 diamètres.)

dont le cône apparaissait à peine. Sur la coupe d'une racine âgée de Peuplier (fig. 26) intéressant deux suçoirs, le cône de l'un d'eux a une direction normale et sa pointe atteint le bois; le cône de l'autre a une direction oblique et vient couper le cône voisin sans atteindre le bois. Je considère ces cas comme anormaux; ils sont peu fréquents ; je ne les ai rencontrés que sur les organes à écorce épaisse. On ne peut admettre une insuffisance de vitalité de la racine formatrice pour assurer un développement normal du suçoir; car, dans les deux cas, le cône a une longueur suffisante pour atteindre le bois. Il semble plus logique de supposer qu'un tissu, plus riche en eau que l'ensemble des vaisseaux ligneux, a provoqué le développement de la pointe en direction excentrique; l'eau ruisselle à la surface des rhizomes de *Lathræa* et peut imprégner les tissus périphériques ; le cône qui est coupé par un cône voisin a pu constituer pour ce dernier le milieu humide recherché. Ces suçoirs anormaux sont toujours incomplets; les trachéides n'y sont qu'ébauchés. La pénétration du suçoir jusqu'au bois de la racine-hôte, que Duchartre n'avait pas vue, n'est donc pas une règle sans exceptions.

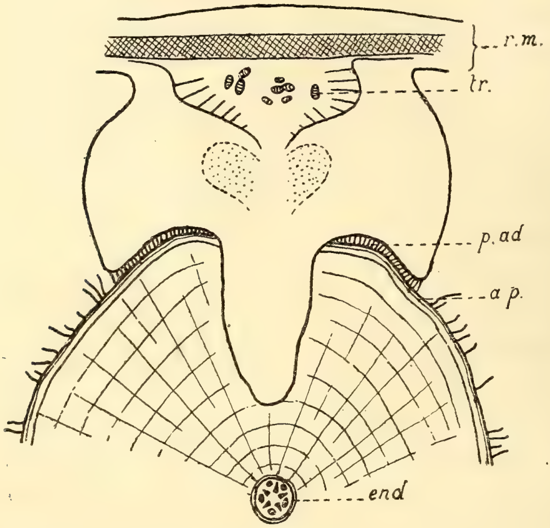


Fig. 27. — *Lat. clandestina.* Un suçoir jeune fixé sur racine tuberculeuse de Ficaire : *rm*, racine-mère coupée longitudinalement ; *tr*, trachéides en formation ; *pad*, papilles adhésives ; *ap*, assise pilifère ; *end*, endoderme. (Grossissement : 16 diamètres.)

La rapidité du développement et l'ordre d'apparition des différentes parties varient avec la nature de la racine-hôte et la facilité de pénétration. Le suçoir peut être normalement développé, alors que sa pénétration est encore faible ; sa différenciation intérieure peut n'être qu'ébauchée, alors que la pénétration est déjà profonde. La figure 27 montre un suçoir en voie de développement fixé sur une racine tuberculeuse de Ficaire ; le tissu hyalin est apparent, mais les trachéides n'existent, et en petit nombre, que dans la région du noyau, quoique le cône de pénétration, sans atteindre le cylindre central, soit déjà profondément enfoncé. D'une façon générale d'ailleurs, les trachéides n'atteignent l'extrémité du cône que lorsque celui-ci atteint lui-même le bois de l'hôte.

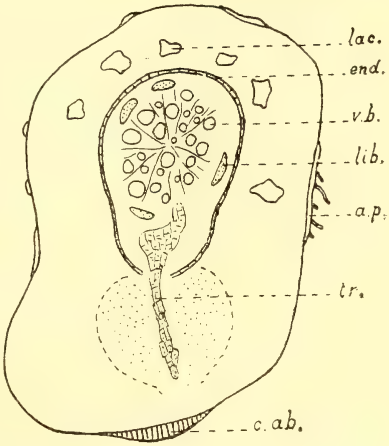


Fig. 28. — *Lat. clandestina.* Jeune suçoir arrêté dans son développement : *lac*, lacunes ; *end*, endoderme ; *vb*, vaisseaux du bois ; *lib*, liber ; *ap*, débris de l'assise pilifère ; *tr*, trachéides ; *cab*, cellules absorbantes. (Grossissement : 42 diamètres.)

Les suçoirs peuvent subir un arrêt dans leur développement ; s'ils se trouvent écartés de la racine étrangère, par suite de la croissance rapide d'un suçoir voisin, comme je l'ai montré plus haut, ou par toute autre cause, ils restent figés dans leur forme et n'achèvent pas leur évolution. La figure 28 représente un de ces suçoirs avortés. Le noyau de trachéides est à peine développé ; la plaque n'atteint pas l'extrémité ; le tissu hyalin est relativement abondant ; la zone absorbante apparaît comme une calotte coiffant l'extrémité ; les papilles adhésives ont disparu ; l'assise pilifère est à l'état de lambeaux, dont quelques-uns sont encore garnis de poils.

Le développement du suçoir chez le *Lathræa clandestina* est comparable au développement du suçoir chez les Rhinanthacées décrit par Leclerc du Sablon (**47**, **48**). Comme chez *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Pedicularis*, *Odontites*, *Euphrasia*, l'écorce et le péricycle prennent part à la formation du suçoir, et les cellules absorbantes dérivent de l'assise pilifère. L'endoderme disparaît toujours dans la région axiale chez le *Lathræa clandestina*; si ce n'est pas le cas chez toutes les autres Rhinanthacées d'après Leclerc du Sablon, cela se rencontre chez quelques Santalacées, comme le *Thesium divaricatum*, d'après Granel.

Le suçoir est d'origine exogène, et par son développement il ne peut être comparé à une radicelle. La figure 29 est très significative à cet égard. Un jeune suçoir et une jeune racine ont pris naissance en un même point. La jeune racine se développe dans le prolongement d'un pôle ligneux ; sa partie centrale est en continuité avec le cylindre central de la racine-mère; elle est recouverte d'un capuchon méristématique qui se développe vers l'extérieur en digérant les tissus voisins. Le suçoir, déjà visible extérieurement, alors que la jeune racine ne se reconnaît que dans une coupe, est à ce stade constitué uniquement par un gonflement de l'écorce. Il n'y a donc aucune analogie dans le développement entre un suçoir et une racine. Suivant l'expression de Leclerc du Sablon: « Les suçoirs sont des émergences de la racine adaptés à un rôle de succion; ils remplacent les poils radicaux. »

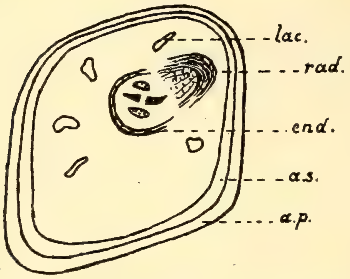


Fig. 29. — *Lat. clandestina.* Très jeune suçoir avec formation latérale d'une radicelle; *lac,* lacunes; *rad,* radicelle en voie de développement; *end,* endoderme; *as,* assise subéreuse; *ap,* assise pilifère. (Grossissement: 50 diamètres.)

Le développement du suçoir a pour cause une excitation reçue par la racine.

Heinricher pense que cette excitation est surtout de nature chimique, qu'elle est due à des substances sécrétées par la racine-hôte, et que le développement ne peut être provoqué seulement par un simple contact ; il précise même l'étendue de la zone d'influence et la fixe à 2 millimètres environ de la surface de la racine influençante ; il n'est pas nécessaire que les deux racines soient au contact, il suffit que leur distance soit inférieure à 2 millimètres pour provoquer la formation d'un suçoir. A l'appui de sa thèse, il cite le cas de jeunes suçoirs qui n'étaient pas en contact avec l'hôte. J'ai observé des cas identiques, mais, chaque fois, un examen attentif m'a montré que les suçoirs étaient arrêtés dans leur développement; leur sommet présentait toujours une tache brune, quelquefois réduite à un point à peine perceptible à l'œil nu, quelquefois plus étendue, indice de la mort des cellules superficielles, mort qui s'oppose à tout développement ultérieur.

Si une excitation chimique était nécessaire, comment expliquer la présence de gros suçoirs à la surface de corps inertes? Un morceau de schiste, un gravier ne peuvent produire autre chose qu'une excitation de contact.

Heinricher ne dit rien quant à la nature des substances émises par les racines et dont l'action provoque le développement; si elles existent, autrement qu'en imagination, elles varient vraisemblablement avec la nature des plantes et là serait la raison du prétendu choix de l'hôte par le parasite. Or, le parasite se développe indistinctement sur tous les organes souterrains et ne choisit pas son hôte.

Le développement du suçoir est le résultat d'une simple action mécanique; il est provoqué par le contact d'un corps étranger quelconque offrant une résistance plus grande que celle d'une terre meuble et friable ; un caillou, un morceau de gravier peuvent déterminer la formation d'un suçoir aussi bien qu'une racine morte ou qu'une racine vivante.

Il n'est pas nécessaire que le corps étranger renferme des matières nutritives, comme le prétend Leclerc du Sablon pour le *Melampyrum pratense*; le suçoir se forme aussi bien sur les corps qui en sont dépourvus que sur ceux qui en renferment ; mais, tirant du support la majeure partie de sa nourriture, son développement ne pourra être complet là où il ne pourra rien puiser.

Outre le contact, il faut une région excitable. Mirande (**61**), dans son étude sur les Cuscutacées, a pu expérimentalement déterminer l'étendue de cette région. Avec les *Lathræa* l'expérimentation est difficile. Mais, étant donné le rôle de l'assise pilifère dans la formation des parties essentielles du suçoir, considérant, d'autre part, la place de jeunes suçoirs en voie de développement certain au voisinage de l'extrémité radiculaire, on peut conclure à la nécessité de l'assise pilifère et limiter la partie excitable à la région recouverte par cette assise.

IV. Implantation dans l'hôte. — Duchartre (**17**) a vu cette implantation sur les racines du Peuplier d'Italie surtout, et également sur des racines de Saule, d'Aune, de Charme, et même sur d'autres racines de *Lathræa clandestina.*

Solms-Laubach (**73**) indique un cas de fixation sur une graine de la plante-mère.

Chatin (**8**) dit que la Clandestine aux Essarts-le-Roi croît dans un sol où s'entre-croisent les racines de Saule Marsaux, Peuplier, Bouleau, Chêne et Charme et que cette plante paraît accepter toutes les racines des Amentacées.

D'Abzac de la Douze (**1**) signale le *Lathræa clandestina* sur les racines de Châtaignier, et Ch. Le Gendre (**49**) ajoute le Noyer à la liste des plantes parasitées.

M. Col (**11-12**) a eu l'occasion de l'étudier sur racines de Vigne à la suite de dégâts causés dans un vignoble de la Loire-Inférieure; et dans la même région P. Marsais (**54**) l'a vu sur Pêcher, Orme et Chêne.

Dans leurs flores, la plupart des auteurs le situent au pied des arbres, et l'opinion s'est accréditée qu'il parasite seulement les espèces ligneuses à feuillage caduc.

Dans le même ordre d'idées, Heinricher (**31**), à la suite de ses essais de germination, conclut que la germination a lieu vraisemblablement sur les essences ligneuses les plus variées, et qu'il n'est pas certain qu'elle puisse se faire sur les plantes herbacées.

Bouché avait cependant cité, comme plantes parasitées, des herbes comme : *Gentiana lutea*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Rumex acetosa*, *Ranunculus acer.* D. Clos (**10**), en 1861, signalait *Lathræa clandestina* sur *Crithmum maritimum.* L'année suivante de Rochebrune (**65**) le rechercha avec soin et trouva des suçoirs en particulier sur *Rubus*, *Arum italicum*, *Evonymus europæus*, *Cornus sanguinea*, *Ornithogalum sulfureum*; et, résumant ses observations et celles des auteurs précédents, il donna une liste de quatorze plantes tant ligneuses qu'herbacées ; il concluait en affirmant : « que toutes ces plantes doivent être, sans exception, vivaces ».

La liste de Rochebrune, si détaillée soit-elle, est cependant fort incomplète. On peut affirmer que le *Lathræa clandestina* se fixe et se développe sur tous les organes souterrains des plantes vasculaires. Il ne marque aucune préférence pour une ou quelques espèces végétales ; aucune espèce ne semble lui être nuisible. Tous les végétaux, susceptibles de croître dans le milieu humide qui lui convient, peuvent être parasités.

Il est abondant sur les arbres et les arbustes qui vivent au bord des cours d'eau. Je l'ai observé sur toutes les espèces de Peuplier (Peuplier noir, Peuplier de Hollande, Peuplier pyramidal, Peuplier Tremble) et sur les Saules ; je l'ai vu sur l'Aune et le Bouleau, sur le Chêne et le Noisetier, sur l'Orme et le Noyer. Je l'ai rencontré sur les racines et les rhizomes de l'Ortie, et sur des Polygonacées comme le *Rumex acetosa*. Je l'ai observé sur les racines de divers Acers : *A. platanoides*, *A. pseudo-platanus*, *A. Negundo*, plantés en bordure de l'allée d'un parc ; et je l'ai vu développer ses fleurs au pied d'un mur recouvert d'une Vigne en espalier.

Dans un verger, au fond d'un vallon humide, il était abondant sur les racines de Pommiers et de Poiriers de haute taille ; je l'ai rencontré sous des Cerisiers et au pied des talus plantés d'Aubépine ; fréquemment ses bouquets floraux apparaissent au milieu des souches de Reines-des-Prés bordant les rivières. J'ai déterré des suçoirs fixés sur racines de Ronces. Nombreuses sont donc les Rosacées qui peuvent lui servir d'hôtes.

Le Lierre porte fréquemment des suçoirs sur ses racines et sur ses tiges souterraines. J'en ai rencontré encore sur des racines de Chèvrefeuille, de Bourdaine, sur les bulbes de l'*Arum maculatum*, sur les racines ordinaires et les racines tuberculeuses de la Ficaire, sur les rhizomes et les racines de la Violette, sur les racines pivotantes de la Berce et du Pissenlit.

Les racines et rhizomes des Graminées n'en sont pas exempts. A l'époque de la floraison du *Lathræa clandestina*, la végétation n'est pas assez avancée pour permettre une détermination spécifique certaine. L'indication précise de l'espèce importe peu d'ailleurs ; au point de vue végétatif, les différences sont trop faibles pour que la fixation vue sur quelques espèces, Poa, Dactyle ou Brome, ne puissent s'observer sur les autres.

On a cité des cas d'auto-parasitisme sur la graine et sur les racines ; j'en ai observé également sur les rhizomes et sur les écailles.

Les suçoirs n'ont pas été vus avec certitude sur les Conifères. A.-L. Letacq (**50**) a signalé l'importation et le développement du *Lathræa clandestina* dans un parc planté de Conifères. Je l'ai observé dans un petit bois de *Pinus austriaca* Hoess; le terrain, formé d'alluvions, était broussailleux et les fouilles difficiles ; le parasite était peu abondant ; tous les échantillons que j'ai ramassés étaient fixés sur racines de Ronce (1).

S'il y a doute pour les Conifères, il ne peut y en avoir pour les Cryptogames vasculaires. L. Corbière (**13**) a signalé l'importation accidentelle de *Lathræa clandestina* avec une touffe d'Osmonde sur laquelle il était vraisemblablement fixé. Pour ma part, j'ai vu fréquemment des fleurs au milieu des touffes de *Polypodium vulgare*, et, si je n'ai pas trouvé des suçoirs fixés sur les racines de cette espèce, j'ai déterré en plusieurs points des rhizomes de *Pteris aquilina* recouverts de suçoirs.

La grande variété des plantes sur lesquelles les suçoirs ont été observés avec certitude m'autorise à affirmer que le *Lathræa clandestina* n'est pas spécialisé quant à la nature de son hôte. S'il est plus fréquent sur les organes ligneux et vivaces, il existe aussi sur les racines herbacées et sur des organes de peu de durée comme les bulbes d'*Arum* et les racines tuberculeuses de Ficaire.

Heinricher (**30-32**) insiste sur la forme massive du cône de pénétration, dont les contours sont toujours bien limités et oppose cette forme à celle du cône de pénétration de *Lathræa squamaria*, où les éléments terminaux sont divergents. Ses conclusions sont déduites de l'examen d'une seule plante-hôte. Cette forme massive se rencontre-t-elle dans tous les cas? et peut-on la considérer comme un caractère spécifique? C'est ce que je vais examiner en décrivant le mode d'implantation sur différentes espèces ligneuses et herbacées.

---

(1) Heinricher (**36**) a signalé une jeune germination de *Lat. clandestina* sur *Cupressus elegans*.

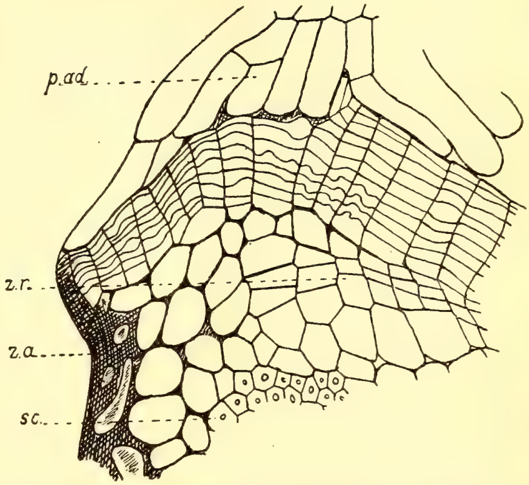


Fig. 30.— Liège et écorce de Peuplier au voisinage d'un suçoir de *Lat. clandestina* : *pad*, papilles adhésives ; *zr*, zone de régénération ; *za*, zone altérée ; *sc*, sclérenchyme. (Grossissement : 225 diamètres.)

Populus alba L. et **Populus nigra** L. — Le cône de pénétration est bien limité ; en exceptant les cas anormaux signalés ci-dessus, il s'enfonce jusqu'au bois, quelle que soit la grosseur de la racine attaquée et l'épaisseur de l'écorce. Il traverse le liège, digère les parenchymes cortical et libérien, écarte ou perfore les îlots de sclérenchyme et pénètre dans le parenchyme ligneux.

Le liège est refoulé, plissé sur les bords comme le montre la figure 30. Les éléments parenchymateux à parois cellulosiques sont déformés et aplatis au contact immédiat du suçoir ; leur contenu a fait place à une matière jaune brunâtre qui imprègne également les parois ; il en résulte une zone brune qui s'oppose à la teinte claire du suçoir et qui va en s'estompant au fur et à mesure qu'on s'éloigne. Pour Pitra et Solms-Laubach, cette substance brune est de nature subéreuse ; pour Heinricher, elle réagit comme la lignine. La phloroglucine et l'acide chlorhydrique lui communiquent une teinte rose ; avec le mélange vert d'iode carmin aluné, elle prend une teinte bleu violacé ; le soudan ne la colore pas. Ce n'est donc pas de la subérine ; elle présente les caractères de la lignine, dont elle n'est qu'une variété. Lorsqu'on s'éloigne du suçoir, les modifications sont de moins en moins sensibles ; les cellules conservent leur forme, et leur contenu ne semble pas altéré ; les membranes sont légèrement modifiées et épaissies ; les méats élargis sont remplis de matière brune (fig. 30).

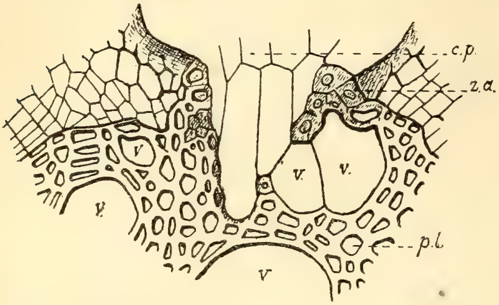


Fig. 31.— Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans le bois d'une racine de Peuplier : *cp*, pointe du cône de pénétration ; *za*, zone altérée ; *v*, vaisseaux ligneux ; *pl*, parenchyme ligneux. (Grossissement : 225 diamètres.)

Les îlots de sclérenchyme constituent un obstacle à la pénétration, qui se manifeste soit par un étranglement du suçoir, soit par une bifurcation du cône, comme l'a déjà figuré Heinricher ; on rencontre fréquemment au milieu du cône des éléments fibreux non encore digérés.

Le parenchyme ligneux est lui-même atteint sur une profondeur variable. La pointe du suçoir recherche le contact avec les vaisseaux du bois (fig. 31) ; elle ne semble pas guidée dans son développement par les rayons médullaires moins résistants et plus riches en matières nutritives, en particu-

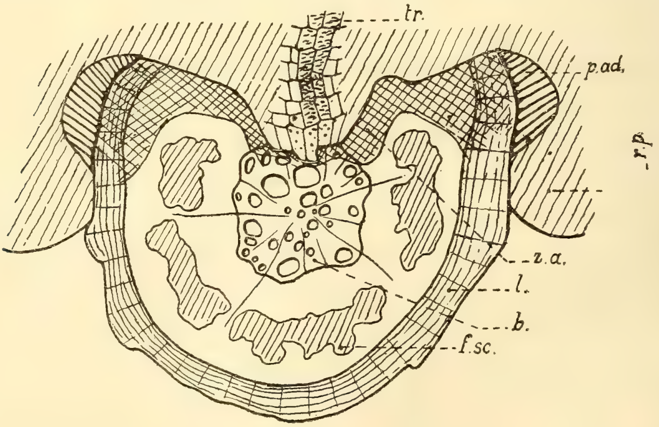


Fig. 32. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur jeune raicne de Chêne : *tr*, trachéides ; *pad*, papilles adhésives ; *rp*, replis préhenseurs ; *za*, zone altérée ; *l*, liége ; *fsc*, fibres de sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 68 diamètres.)

lier en amidon ; elle semble attirée uniquement par les canaux où la sève circule.

Avant leur digestion, les membranes lignifiées des fibres de sclérenchyme, des vaisseaux ou des parenchymes ligneux, subissent des modifications visibles sur les éléments voisins du cône : gonflement de la paroi et modification chimique mise en évidence par une plus faible coloration avec les réactifs habituels de la lignine ; apparition d'une substance brune à l'intérieur des éléments ; déformation de ces éléments et formation à leurs dépens d'une matière brune amorphe.

L'assise génératrice altérée à distance cesse de fonctionner.

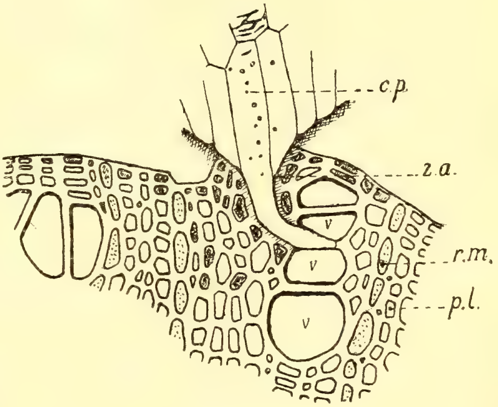


Fig. 33. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans le bois d'une racine de Bouleau : *cp*, pointe du cône de pénétration ; *v*, vaisseaux ; *pl*, parenchyme ligneux ; *rm*, rayon médullaire ; *za*, zone altérée. (Grossissement : 200 diamètres.)

Salix cineræa L. — Les suçoirs sont nombreux et se rencontrent sur des racines de toute taille. L'implantation se fait comme chez le Peuplier. Le cône perfore la couche de liège et l'écorce, gêné parfois par les paquets de sclérenchyme ; il pénètre jusqu'au bois sans l'entamer profondément, car il rencontre presque aussitôt quelques-uns des larges et nombreux vaisseaux particuliers à cette espèce.

Alnus glutinosa Gœrtn. Le *Lathræa clandestina* est également très commun sur toutes les racines de cet arbre. L'implantation des suçoirs ne présente aucune particularité. Je n'ai pas remarqué une attraction spéciale exercée par les nodosités bactériennes comme l'a signalé A. Fraysse (**21**).

Quercus pedunculata Ehrh. — La pénétration du suçoir jusqu'au bois s'observe sur les grosses comme sur les petites racines. Les fibres de sclérenchyme associées en paquets volumineux entraînent quelquefois la division du cône perforant. Le parasite fait sentir son action sur une large zone (fig. 32). Il s'enfonce dans le bois, atteint un gros vaisseau, qu'il perfore souvent.

Betula alba L. — La pénétration est facile et rapide en raison de la faible épaisseur de l'écorce ; l'anneau presque continu de sclérenchyme n'oppose qu'une faible résistance, et le bois est facilement atteint. La figure 33 montre les cellules terminales du cône, qui, après avoir digéré quelques cellules parenchymateuses, se sont dirigées obliquement pour atteindre un groupe de quatre vaisseaux ; elles ont détruit assez facilement la lamelle moyenne de la cloison séparant deux de ces vaisseaux et se sont insinuées dans l'intervalle. Ici la recherche de la sève brute comme liquide nourricier est évidente.

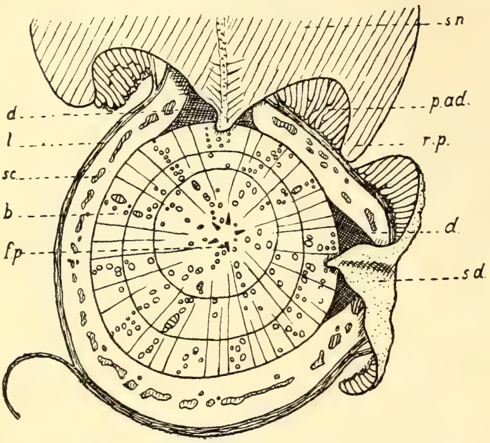


Fig. 34. — Racine de Noisetier avec un suçoir normal de *Lat. clandestina*, *sn*, et les restes d'un suçoir détaché *sd* ; *pad*, papilles adhésives ; *rp*, replis préhenseurs quelquefois soulevés par l'exfoliation du liège *l* ; *d*, vide creusé par le décollement de l'écorce suivant l'assise génératrice libéro-ligneuse ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois ; *fp*, faisceaux primaires. (Grossissement : 15 diamètres.)

L'exfoliation fréquente de l'écorce du Bouleau donne une mauvaise adhérence au suçoir. Les papilles adhésives et les replis préhenseurs sont soulevés par cette exfoliation. La durée de fixation doit être faible et la cicatrisation rapide, car je n'ai pas rencontré les traces de suçoirs détachés, traces fréquentes chez la plupart des autres hôtes.

Corylus avellana L. — Sur la figure 34 on aperçoit la coupe d'un suçoir normal et celle de la trace laissée par un suçoir disparu. Comme dans le Bouleau, l'écorce est mince et la pénétration facile ; l'adhérence est faible en raison de l'exfoliation du liège, et malgré un grand développement des papilles adhésives ; la vie du suçoir est courte, car aucune formation ligneuse ne s'est développée autour du cône du suçoir détaché ; les replis préhenseurs du suçoir normal sont à peine ébauchés. Dans les deux cas, il y a eu décollement suivant l'assise génératrice libéro-ligneuse, région molle et de peu de résistance surtout au printemps ; malgré cela, le suçoir n'a pas pénétré dans cet espace libre ; à peine s'est-il renflé dans cette direction ; il a continué sa marche vers le bois ; ce qui l'attire, ce ne sont pas les matières nutritives abondantes dans une assise génératrice, ce sont les vaisseaux ligneux.

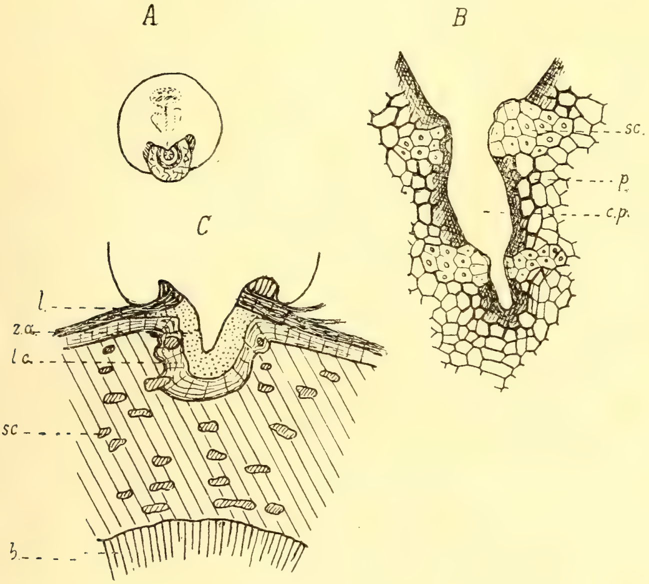


Fig. 35. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur racines d'Orme. — A. Très petite racine. (Grossissement : 20 diamètres.) — B. Pénétration dans l'écorce sur racine âgée ; *sc*, sclérenchyme ; *p*, parenchyme ; *cp*, cône de pénétration. (Grossissement : 55 diamètres.) — C. Suçoir dont le cône est entouré de liège cicatriciel : *l*, liège externe ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 15 diamètres.)

Ulmus campestris L. — Les suçoirs sont nombreux et fréquents sur les racines d'Orme. Sur les petites racines à aspect coralloïde, ils provoquent une large échancrure et pénètrent facilement jusqu'au bois, et leurs replis préhenseurs relativement très développés entourent l'hôte presque complètement (fig. 35, A). Sur les racines d'un an, ils atteignent encore le bois, provoquant sur les parenchymes voisins les modifications habituelles. Sur des racines de trois ans où l'écorce atteint 2 millimètres d'épaisseur, la pénétration semble plus difficile, et, comme l'adhérence est mauvaise, toujours en raison de l'exfoliation du liège, il n'est pas rare de rencontrer des suçoirs avortés dont la pointe n'a pu atteindre le bois. La figure 35, B, représente l'extrémité de l'un d'eux; il a traversé successivement deux îlots de sclérenchyme et il semble épuisé par cet effort. La figure 35 C donne la coupe d'un suçoir dont le développement est certainement arrêté, car sa pointe est déjà circonscrite par une épaisse couche de liège.

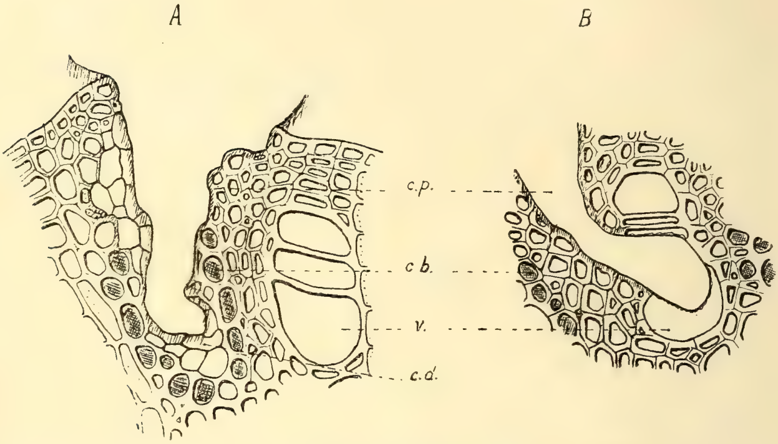


Fig. 36. — Suçoir de *Lat. clandestina* pénétrant dans le bois d'une racine d'Acer : *cp*, cône de pénétration ; *v*, vaisseaux ; *cb*, cellules remplies d'une matière brune ; *cd*, cellules en voie de digestion. (Grossissement : 190 diamètres.) — En A, la pointe du suçoir se dirige vers un vaisseau ; en B, une coupe voisine montre la pénétration dans ce vaisseau.

Acer platanoïdes L. — On retrouve les mêmes particularités que dans l'Orme : fixation sur racines coralloïdes et sur grosses racines. Les suçoirs avortés sont toutefois plus rares parce que l'écorce est plus mince et que les fibres sclérenchymateuses sont moins abondantes. Je signalerai sur les racines coralloïdes une tendance à la division du cône ; quelquefois le suçoir présente deux pointes, dont l'une est en contact avec un vaisseau ligneux et l'autre semble poursuivre son développement vers un autre vaisseau. Partout le suçoir recherche les vaisseaux ligneux. La figure 36 représente deux coupes d'une grosse racine et d'un même suçoir à deux niveaux différents; en A, le suçoir n'est pas en contact avec trois gros vaisseaux accolés, mais la pointe s'infléchit vers eux ; en B, une cellule terminale pénètre largement et profondément dans le plus gros de ces vaisseaux. Le parenchyme ligneux est modifié sur une assez grande profondeur ; la matière brune, non dissoute par le traitement à l'eau de Javel, est encore visible dans quelques cellules où elle a été figurée en noir.

Pommier, Poirier. — Je ne puis préciser la nature spécifique des racines. Il s'agissait de gros arbres fruitiers âgés d'une cinquantaine d'années. Ils avaient été greffés dans leur jeune âge, peut-être sur un sujet de même espèce, peut-être sur une espèce voisine, mais certainement de même famille.

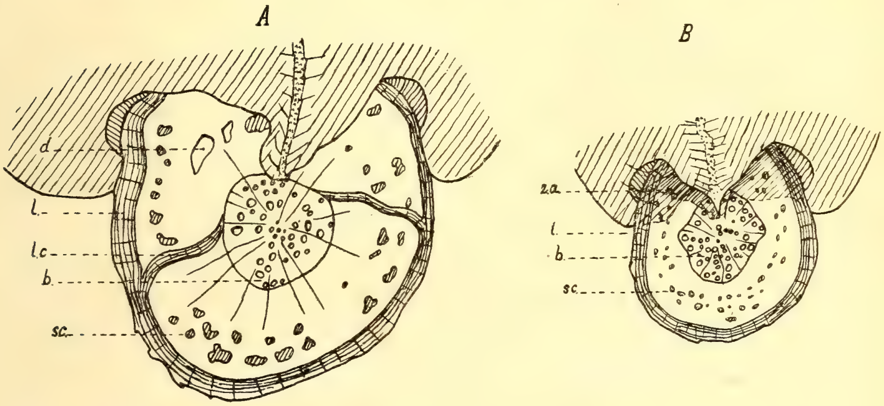


Fig. 37. — A. Suçoir de *Lat. clandestina* sur jeune racine de Pommier : *d*, déchirure ; *l*, liège externe ; *lc*, liège cicatriciel ; *b*, bois ; *sc*, sclérenchyme ; les vaisseaux voisins du suçoir renferment une matière brune. (Grossissement : 36 diamètres.) — B. Suçoir de *Lat. clandestina* sur racine de Poirier; *za*, zone altérée. (Grossissement : 25 diamètres.)

Grosses et petites racines étaient attaquées par le parasite, et de nombreuses cicatrices indiquaient la place d'anciens suçoirs. L'implantation était normale, et le cône de pénétration atteignait le bois. Sur la figure 37, A, on remarquera une légère déviation causée par un îlot de sclérenchyme, et quelques déchirures dans le parenchyme cortical, résultat d'une pression mécanique. La figure 37, B, montre une pénétration profonde dans le bois. Dans les deux cas, le parenchyme cortical est modifié sur une grande étendue ; l'action parasitaire s'est fait sentir jusqu'au niveau des replis préhenseurs et même au delà.

Rubus fruticosus L. — Là encore les suçoirs se rencontrent sur les grosses et sur les petites racines, et de nombreuses cupules indiquent la place d'anciens suçoirs. Le cône de pénétration traverse toute l'écorce et se met en relation avec les larges vaisseaux ligneux.

Rhamnus frangula L. — La racine est ligneuse ; elle présente des fibres de sclérenchyme ; elle est rougeâtre, et cette teinte est due à une matière colorante contenue dans le liège. Cette matière n'est pas un obstacle à la pénétration du suçoir, qui, comme toujours, traverse toute l'écorce et atteint le bois.

Lonicera periclymenum L. — Les racines blanchâtres, ligneuses, souvent ondulées, sont parasitées, quelle que soit leur taille. Les figures 9, 10, 16, 17 montrent la structure de ces racines et le mode de pénétration. En coupe longitudinale, la surface de contact est irrégulière, les éléments cellulosiques étant digérés plus rapidement que les éléments lignifiés. Le bois est toujours atteint par la région médiane du suçoir ; quelques cellules terminales s'organisent déjà en trachéides dans cette région. Sur les parties latérales, les cellules absorbantes sont moins serrées ; elles prennent souvent une direction divergente par leur extrémité.

Urtica dioica L. — On rencontre des suçoirs sur les racines et sur la portion radicante des tiges.

Sur les racines, la pénétration est facile et profonde. Ce ne sont plus des racines ligneuses à proprement parler. Les fibres corticales isolées ou associées en paquets sont de nature cellulosique ; la région centrale est divisée en quatre secteurs (fig. 38, A). Deux d'entre eux, situés en regard des faisceaux ligneux primaires, sont constitués par un parenchyme cellulosique très riche en amidon ; leurs éléments sont disposés en séries rayonnantes. Les deux autres renferment de larges vaisseaux, des fibres ligneuses et un parenchyme cellulosique. Dans l'exemple figuré, le suçoir a pénétré dans un secteur amylifère, puis, quittant ce milieu particulièrement riche en réserves nutritives, il s'est dirigé vers un secteur vasculaire, où il s'est mis en contact avec quelques canaux. J'ai observé un suçoir dont il ne restait que les replis préhenseurs et le cône de pénétration ; il s'était enfoncé dans un secteur amylifère et n'avait pu atteindre sans doute un faisceau vasculaire ; aucun trachéide ne s'était formé à la pointe ; le suçoir n'avait pas achevé son développement.

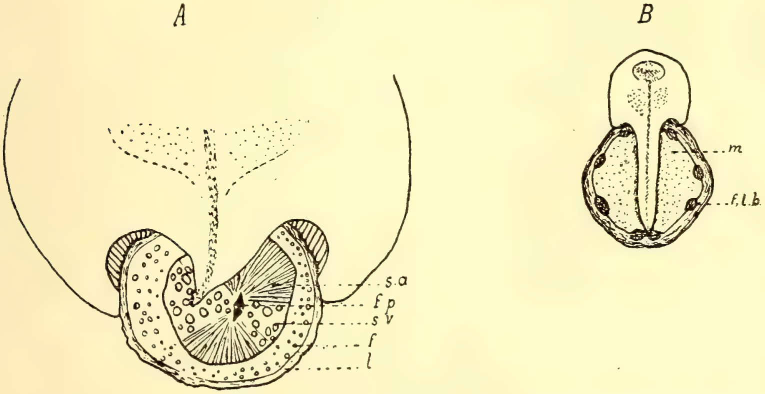


Fig. 38. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur Ortie. — A. *Racine :* *fp*, faisceaux primaires ; *sa*, secteur amylifère ; *sv*, secteur vasculaire ; *f*, fibres cellulosiques ; *l*, liège. (Grossissement : 27 diamètres.) — B. *Rhizome :* le suçoir a traversé la moelle, *m*, et s'est mis en contact avec un faisceau libéro-ligneux, *flb.* (Grossissement : 3 diamètres.)

Sur une tige souterraine un suçoir avait traversé l'écorce mince ; n'ayant pas rencontré un des rares faisceaux vasculaires de la périphérie, il avait continué son développement dans le tissu médullaire très abondant et s'était mis en contact avec un faisceau ligneux opposé au point de pénétration (fig. 38, B).

Hedera Helix L. — Le Lierre est abondant dans les terrains incultes et sous les taillis où croît le *Lathræa clandestina*. Ses tiges, cachées sous les feuilles sèches, souvent souterraines, sont fréquemment couvertes de suçoirs normaux et de débris d'anciens suçoirs. Les racines adventives qui prennent naissance sur ces tiges sont également parasitées malgré leur faible grosseur.

Le liège de la tige, avec ses cadres subérifiés recouverts intérieurement d'un dépôt de lignine, est perforé ; l'écorce est traversée et le suçoir pénètre dans un faisceau libéro-ligneux ; il écarte l'arc ligneux externe, le liber sous-jacent, et s'enfonce dans la partie ligneuse pour se mettre en contact avec un vaisseau (fig. 39).

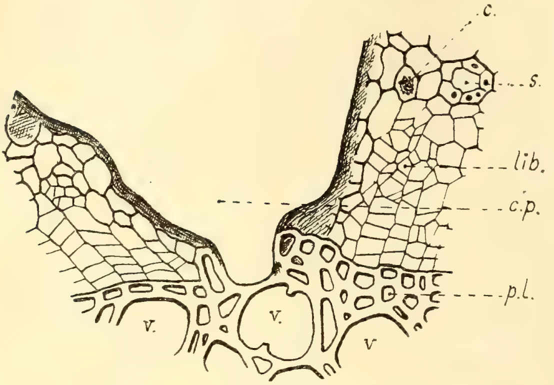


Fig. 39. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans un faisceau libéro-ligneux d'une tige de Lierre : *cp*, cône de pénétration ; *lib*, liber ; *v*, vaisseaux du bois ; *pl*, parenchyme ligneux ; *s*, canal sécréteur, avec gouttelettes oléo-résineuses dans les cellules sécrétrices ; *c*, cristal d'oxalate de chaux. (Grossissement : 225 diamètres).

Sur les racines, la pénétration est large et profonde. La pointe atteint la masse centrale ligneuse comme sur une racine d'arbre ou d'arbuste.

Viola odorata L. — La Violette est également atteinte dans ses tiges souterraines comme dans ses racines.

Sur une petite racine (fig. 40, A), un suçoir a échancré largement l'écorce ; il a pénétré profondément dans la couronne ligneuse, et il a atteint la région centrale restée à l'état de parenchyme médullaire. La rareté des vaisseaux ligneux, leur petit calibre peuvent expliquer cette péné-

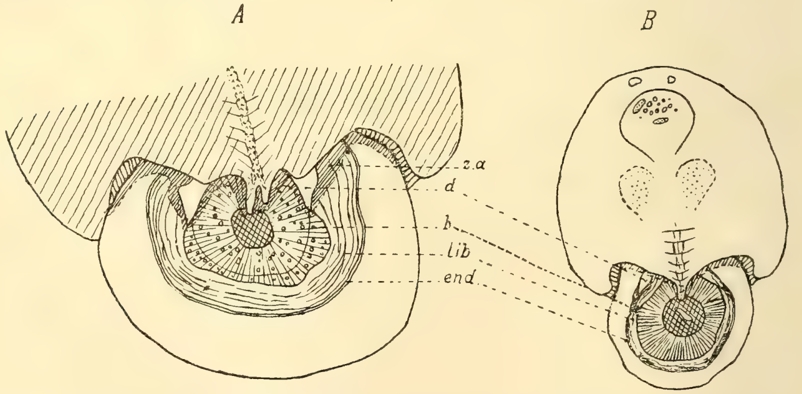


Fig. 40. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur Violette : *za*, zone altérée ; *d*, déchirure ; *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *b*, bois. — A. Jeune racine. (Grossissement : 35 diamètres.) — B. Rhizome. (Grossissement : 15 diamètres.) Le suçoir est en voie de développement.

tration profonde ainsi que la division de la pointe en deux portions également pourvues de trachéides. De part et d'autre du cône, il y a eu large déchirure suivant l'assise génératrice libéro-ligneuse. Là encore, le suçoir n'a pas profité de cet espace libre ; mais il a fait sentir son action sur les tissus voisins ; il y a une altération visible sur toute la surface de décollement ligneuse ou libérienne. Les formations secondaires ont été évidemment arrêtées dans la zone d'influence; elles ont continué leur développement dans la zone non attaquée.

Sur un rhizome relativement volumineux (fig. 40, B), le cône a encore atteint la région médullaire après avoir traversé la couronne ligneuse. Malgré cela, le suçoir est incomplet ; le noyau et la plaque de trachéides ne sont pas différenciés, les replis préhenseurs n'existent pas. Ou la sève est peu abondante, ou les vaisseaux ligneux sont trop peu nombreux pour fournir au suçoir les éléments qu'il recherche.

Rumex acetosa L. — La racine pivotante et les radicelles sont quelquefois couvertes de suçoirs, et une même coupe peut en traverser deux (fig. 41, C). Le liège à parois minces n'est formé que de quelques assises ; le parenchyme cortical et libérien épais ne renferme que quelques fibres isolées, et le bois est pauvre également en éléments fibreux.

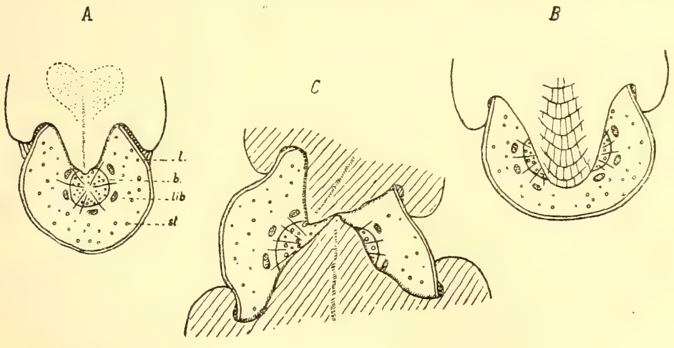


Fig. 41. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur radicelles de *Rumex acetosa* : *l*, liège ; *st*, stéréides ; *lib*, faisceaux libériens ; *b*, bois. (Grossissement : 11 diamètres.)

A. Suçoir normal.
B. Jeune suçoir qui a traversé le bois ; aucun trachéide ne s'est formé.
C. Deux cônes de pénétration développés en regard l'un de l'autre.

Tout cet ensemble est facilement perforé. Aussi, un cône de pénétration largement développé traverse-t-il parfois tout le cylindre central sans avoir pu achever sa différenciation (fig. 41, B.). Normalement il se met en rapport avec les vaisseaux ligneux sans rechercher le contact avec les îlots libériens (fig. 41, A). Quelquefois ses éléments terminaux se dissocient. La figure 42 montre la pointe d'un cône de pénétration au voisinage d'un vaisseau ; une cellule latérale s'est séparée et semble se diriger vers un autre vaisseau. Ce n'est donc plus la forme massive considérée comme typique par Heinricher ; c'est déjà la forme ramifiée que cet auteur n'a observée que chez le *Lathræa squamaria.*

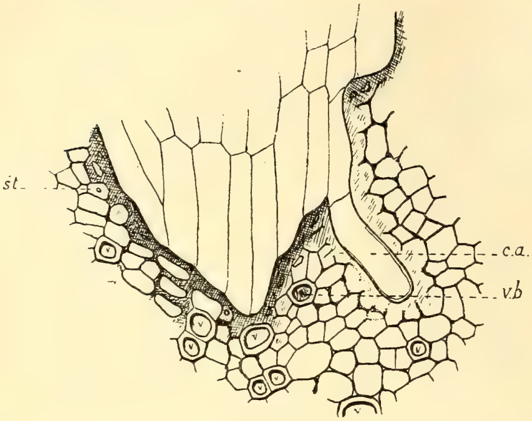


Fig. 42. — Cône de pénétration de *Lat. clandestina* dans une radicelle de *Rumex acetosa* : *v*, vaisseaux du bois ; *vb*, un vaisseau rempli de substance brune ; *ca*, une cellule absorbante isolée du cône. (Grossissement : 200 diamètres.)

Heracleum sphondylium L. — La grosse racine pivotante ne présente que des cicatrices ; les radicelles, qui en partent, portent des suçoirs bien développés. Le liège n'est formé que de trois à quatre assises ; le parenchyme cortical est épais ; il présente des canaux sécréteurs et quelques lacunes ; le liber primaire est isolé en îlots ; le liber secondaire est abondant. Tous ces tissus sont facilement digérés, et, sur les bords du suçoir, ils subissent les modifications habituelles sur une assez grande étendue. La pointe du suçoir pénètre profondément dans la région centrale constituée par quelques gros vaisseaux noyés dans un parenchyme cellulosique. Elle se met en contact avec un de ces vaisseaux suivant la règle générale. La figure 43 B montre le début de l'altération des parois vasculaires ; elles sont gonflées, ondulées intérieurement et se colorent plus faiblement par les réactifs de la lignine. Le suçoir ne semble pas rechercher des tubes criblés ; il n'est pas gêné dans son développement par les essences accumulées dans les canaux sécréteurs.

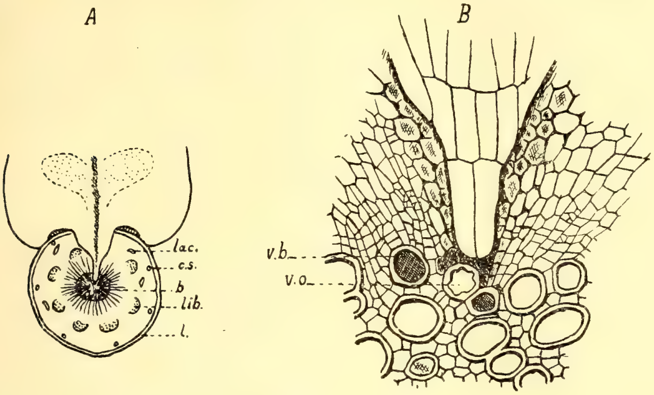


Fig. 43. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur radicelle d'*Heracleum sphondylium.*

A. *lac*, lacunes ; *cs*, canal sécréteur ; *lib*, faisceau libérien ; *b*, bois ; *l*, liège. (Grossissement : 15 diamètres.)

B. Extrémité du cône de pénétration en contact avec un vaisseau à parois ondulées, *vo*; *vb*, vaisseau rempli de substance brune. (Grossissement : 180 diamètres.)

Taraxacum Dens-Leonis L. — Les observations faites sur l'espèce précédente peuvent s'appliquer à celle-ci. Sur la racine principale, les suçoirs ne sont qu'ébauchés et ne durent pas. Ils sont bien développés et normaux sur les radicelles, où ils atteignent le bois.

Ficaria ranunculoïdes Mœnch. — Les racines ordinaires comme les racines tuberculeuses peuvent être parasitées.

La figure 44, A, représente un suçoir fixé sur une racine ordinaire qui a conservé sa structure primaire. L'assise subéreuse, le parenchyme cortical, l'endoderme ont été digérés dans la région de pénétration. La pointe du suçoir a traversé un faisceau libérien et s'est mise en contact avec un gros vaisseau d'un faisceau ligneux opposé. La figure 44, B. montre l'altération du vaisseau atteint et du parenchyme voisin. Les deux cellules terminales entourent ce vaisseau et présentent les épaississements caractéristiques des trachéides en formation. Le suçoir, bien que normal, est récent; les replis préhenseurs sont à peine ébauchés.

La figure 27 représente la coupe d'un jeune suçoir sur racine tuberculeuse. La pénétration était récente, car une seule assise du parenchyme voisin manifestait des traces de dégénérescence ; elle avait été rapide, quoique imparfaite, puisque le bois n'était pas atteint ; les papilles adhésives entremêlées avec les poils absorbants de l'hôte étaient à peine lignifiées ; les replis préhenseurs n'existaient pas.

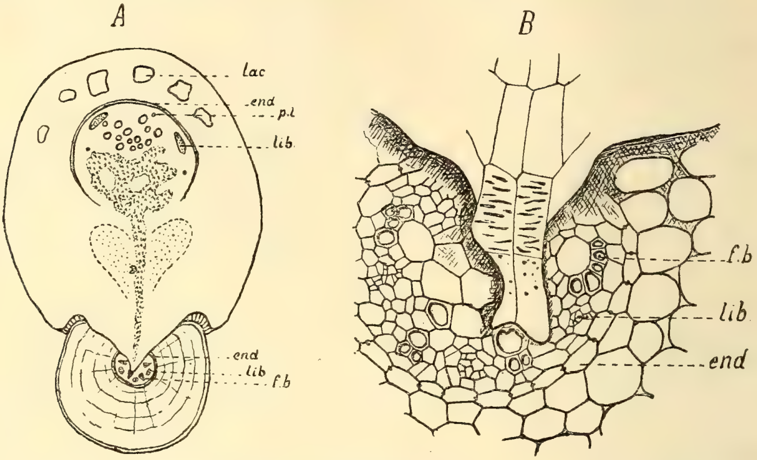


Fig. 44. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur racine de Ficaire : *lac*, lacunes ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *fb*, faisceaux ligneux ; *pl*, pôle ligneux.

A. Suçoir et racine hôte. (Grossissement : 27 diamètres.)
B. Extrémité du même suçoir. (Grossissement : 205 diamètres.)

Arum maculatum L. — Fin avril, sur un tubercule d'*Arum* en voie de disparition au profit d'une pousse feuillée d'un développement déjà notable, j'ai observé plusieurs suçoirs. Tous étaient jeunes. L'un d'eux, sur une coupe transversale, montrait encore l'assise pilifère continue avec poils absorbants sur les côtés ; les papilles adhésives étaient bien développées ; le cône avait perforé une zone mortifiée et la dizaine d'assises cellulaires qui constituaient le liège. Son développement eût pu être rapide dans le parenchyme sous-jacent déjà désorganisé partiellement, et, sans pénétrer profondément, il eût atteint l'un des nombreux faisceaux libéro-ligneux noyés dans ce parenchyme. On est autorisé à penser qu'en une autre saison on pourrait rencontrer des suçoirs normaux sur tubercules d'*Arum*.

Graminées. — J'ai étudié des suçoirs *Lathræa clandestina* fixés sur les racines et sur les tiges souterraines des Graminées.

Sur les tiges ils s'observent aux entre-nœuds comme sur les nœuds. La figure 45 représente la coupe transversale d'un suçoir dans la région d'un entre-nœud. A ce niveau, le rhizome comprend : une assise épidermique à parois externes légèrement lignifiées ; une ou deux assises de parenchyme cortical à membranes minces et cellulosiques; un anneau scléreux à grands éléments où sont disposés les faisceaux libéro-ligneux suivant deux ou trois rangées concentriques, et une moelle abondante à membranes minces et cellulosiques avec un faisceau libéro - ligneux presque central. Le suçoir est normalement développé avec papilles adhésives et replis préhenseurs ; il a dû digérer et traverser quelques-uns des nombreux faisceaux libéro-ligneux avec lesquels on pourrait le voir en communication sur une coupe non médiane.

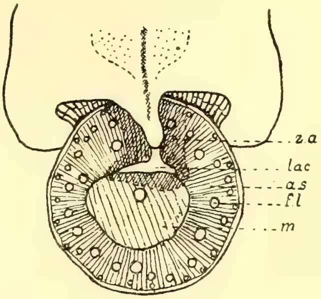


Fig. 45.— Suçoir de *Lat. clandestina* fixé sur un rhizome de Graminée : *za*, zone altérée ; *lac*, large déchirure ; *as*, anneau scléreux ; *fl*, faisceaux libéro-ligneux; *m*, moelle. (Grossissement : 17 diamètres.)

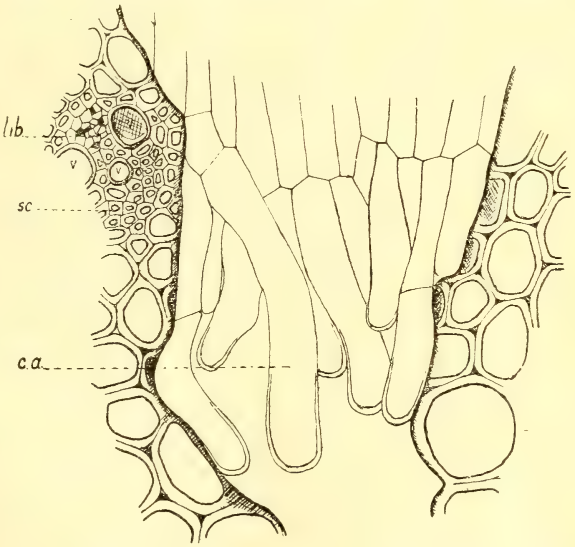


Fig. 46. — Extrémité du suçoir représenté figure 45 : *ca*, cellules absorbantes dissociées ; *lib*, tubes criblés dont quelques-uns sont remplis d'une substance noire ; *v*, vaisseaux ligneux ; *sc*, anneau de petites cellules entourant le faisceau libéro-ligneux. (Grossissement : 200 diamètres.)

Dans cette région médiane, il a provoqué une déchirure de l'anneau scléreux, qui s'est propagée jusqu'à la moelle, déterminant dans celle-ci une large lacune. La déchirure est vraisemblablement le résultat d'une action mécanique ; il s'y ajoute également une action digestive, car, sur toute son étendue, les parois cellulaires ont subi une modification. La pointe du suçoir (fig. 46) n'est plus formée d'éléments fortement associés ; les cellules terminales sont lâches et s'étalent librement dans la cavité ; sur les côtés elles sont encore accolées aux tissus de l'hôte, sur lesquelles elles exercent leur action dissolvante ; leur membrane est épaissie au sommet et partiellement lignifiée. Dans le voisinage du suçoir, les tubes criblés et certains vaisseaux ligneux sont remplis par une matière noire qui s'étend sur une assez grande longueur au delà même du suçoir. Cette substance semble provenir d'une transformation de la callose. Elle ne se colore pas par le bleu d'aniline. Sur les thylles des vaisseaux ligneux, on peut observer

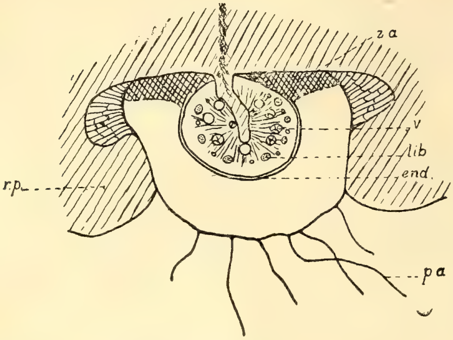


Fig. 47. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur radicelle de Graminée : *za*, zone altérée ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *v*, vaisseaux du bois avec thylles ; *pa*, poils absorbants ; *rp*, replis préhenseurs. (Grossissement : 43 diamètres.)

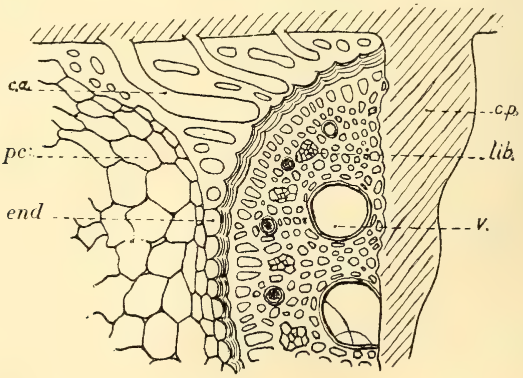


Fig. 48. — Extrémité du suçoir de *Lat. clandestina* fixé sur radicelle de Graminée : *cp*, cône de pénétration ; *ca*, cellules absorbantes qui se sont heurtées par leur extrémité à l'endoderme qu'elles ont déchiré et ouvert ; *pc*, parenchyme cortical ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *v*, vaisseaux du bois avec thylles, les plus externes remplis de substance brune. (Grossissement : 200 diamètres.)

tous les intermédiaires entre la non-coloration et la coloration intense.

Un suçoir fixé sur un nœud d'un rhizome présentait un cône bifurqué ; les deux pointes étaient en relation avec deux faisceaux libéro-ligneux distincts.

La figure 47 représente un suçoir fixé sur une très petite racine encore pourvue de ses poils absorbants. La pénétration jusqu'à l'endoderme à été facile ; mais la plupart des cellules absorbantes se sont heurtées contre l'anneau ligneux épais et résistant qui caractérise cet endoderme ; quelques-unes seulement ont forcé ce passage ; elles ont pénétré profondément dans le parenchyme ligneux du cylindre central et se sont mises en rapport avec quelques vaisseaux. Sous la pression du suçoir, les parois radiales de l'endoderme se sont déchirées, et des cellules de la zone absorbante, comme attirées par les vaisseaux centraux, appliquent leur extrémité contre l'anneau ligneux endodermique (fig. 48).

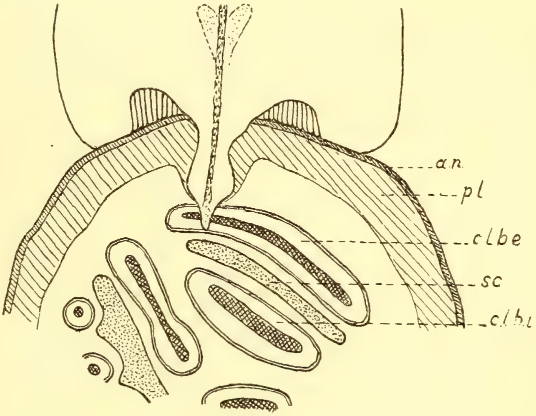


Fig. 49. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur rhizome de *Pteris aquilina* : *an*, zone externe brune ; *pl*, parenchyme cortical lignifié ; *clbe*, cercle libéro-ligneux externe ; *clbi*, cercle libéro-ligneux interne ; *sc*, fibres de sclérenchyme. (Grossissement : 15 diamètres.)

Pteris aquilina L. — Sur les rhizomes de cette Fougère, les suçoirs sont normaux. Suivant la règle générale, leur cône de pénétration s'enfonce jusqu'à l'une des grandes stèles libéro-ligneuses du cercle externe ou du cercle interne (fig. 49). Il est légèrement étranglé à son entrée au niveau des cellules lignifiées périphériques ; il s'élargit ensuite, traverse l'endoderme et, sans rechercher les tubes criblés, pénètre dans la partie ligneuse. La figure 50 montre en détail cette pénétration ; un des vaisseaux a été ouvert, et quelques cellules du suçoir, se différenciant déjà en trachéides, s'y sont enfoncées ; les parois des vaisseaux voisins ont leurs parois gonflées sous l'action du parasite.

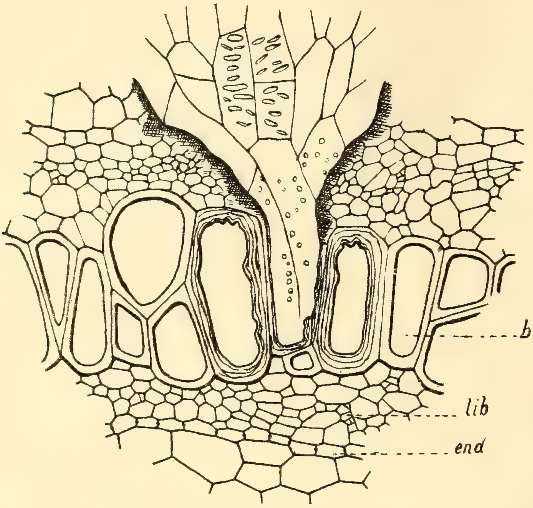


Fig. 50. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans un cercle libéro-ligneux de *Pteris aquilina* (Voir fig. 49) : *end*, endoderme ; *lib*, tubes criblés ; *b*, vaisseau ligneux. (Grossissement : 185 diamètres.)

Lathræa clandestina L. — Des cas d'auto-parasitisme ont été signalés sur les racines et sur les graines; ils n'ont pas été étudiés. J'ai rencontré fréquemment des suçoirs fixés sur racines ; j'en ai trouvé également sur des rhizomes, sur des écailles et sur d'autres suçoirs. C'est bien le moment de répéter qu'aucun organe dans leur voisinage n'échappe à leur emprise.

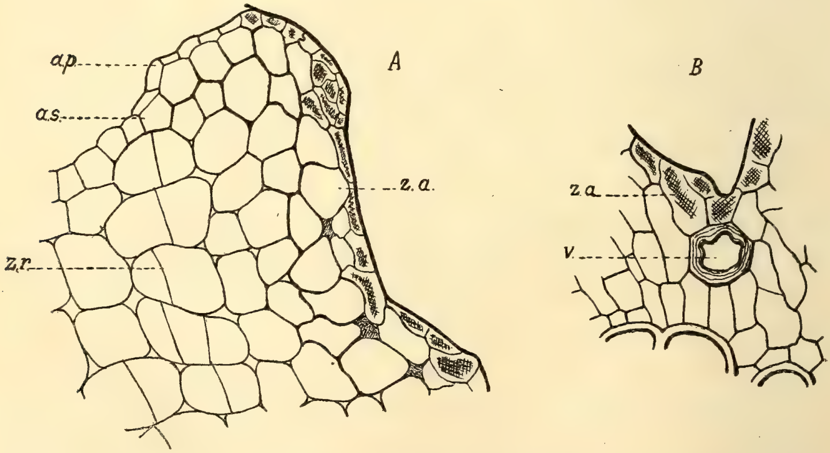


Fig. 51. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina*, dans une racine de même espèce : *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *zr*, zone de régénération ; *za*, zone altérée ; *v*, vaisseaux ligneux. (Grossissement : 200 diamètres.)

A. Région corticale. — B. Cylindre central.

Sur les jeunes racines, le suçoir arrive facilement jusqu'au cylindre central. A son contact, l'endoderme perd ses caractères; il semble s'ouvrir sous l'influence de cette pénétration. Le cône est fréquemment bifurqué. Les parois des vaisseaux ligneux se gonflent, sous l'influence du parasite (fig. 51, B), comme je l'ai déjà souvent signalé. Les parenchymes subissent les mêmes modifications que chez les autres plantes (fig. 51, A). Un suçoir normal parasitant un suçoir détaché enfonce sa pointe à la fois dans le noyau de trachéides et dans le cylindre central de la racine-mère.

La fixation sur les rhizomes est moins fréquente, parce qu'elle ne peut se faire que là où les écailles sont assez espacées pour laisser le rhizome à nu. Le suçoir peut être normal

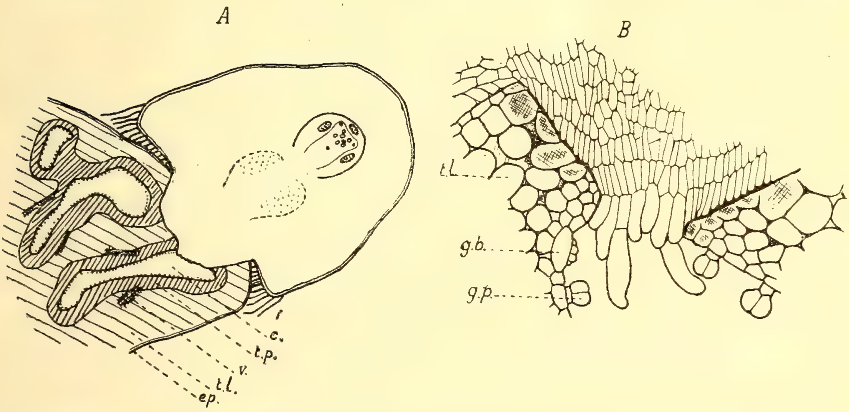


Fig. 52. — Jeune suçoir de *Lat. clandestina* fixé sur une écaille de la même espèce : *c*, chambres ; *tp*, parenchyme à petites cellules ; *tl*, parenchyme lacuneux ; *ep*, épiderme ; *v*, vaisseaux ligneux ; *gp*, glandes pédicellées ; *gb*, glandes en bouclier.

A. Figure schématique. (Grossissement : 13 diamètres.)

B. Pénétration des cellules absorbantes dans une chambre. (Grossissement : 85 diamètres.)

comme dans la figure 13, ou présenter l'anomalie déjà décrite figure 25.

Sur les écailles, je n'ai rencontré que des suçoirs incomplets (fig. 52, A). Les papilles adhésives sont très développées, les replis préhenseurs n'existent pas, et les trachéides ne sont pas différenciés. Le cône de pénétration n'a pas une orientation bien définie ; il ne paraît pas subir l'influence des vaisseaux ligneux qui parcourent le parenchyme foliaire ; il semble plutôt attiré par le milieu liquide contenu dans les chambres ; il se divise, et chaque partie se dirige vers une chambre spéciale. Lorsqu'il pénètre dans l'une de ces cavités, ses éléments se dissocient (fig. 52, B). Ils prennent l'aspect des poils d'un pinceau, comme je l'ai déjà indiqué sur les rhizomes de Graminées. Dans les deux cas, un milieu fluide a déterminé une structure identique. Sur l'épiderme, sur les cellules parenchymateuses, sur les cellules glandulaires, le suçoir produit une désorganisation graduelle, qui n'est jamais très étendue.

On pourrait multiplier les exemples ; de nouvelles fouilles révéleraient certainement l'existence des suçoirs sur de nouvelles plantes et de nouveaux organes. Les nombreux cas que j'ai observés et étudiés, les variétés de structure dans les organes-supports me semblent suffisants pour établir les caractéristiques du mode d'implantation.

Le mode d'implantation est déterminé principalement par la recherche d'éléments liquides. Le suçoir est attiré surtout par la sève brute contenue dans les vaisseaux du bois. Là où l'écorce est épaisse, là où les vaisseaux du bois sont éloignés de la surface, l'action attractive est faible, sinon nulle ; le cône de pénétration s'enfonce peu, parfois même il prend une autre direction. Ces cas sont toujours très rares, et le suçoir n'est jamais complet. Presque toujours le cône de pénétration se développe en direction centripète par rapport à l'hôte, s'enfonce dans le bois et entre en contact avec les vaisseaux ligneux ; il est à peine gêné par les fibres de sclérenchyme qu'il perfore ou qu'il contourne. Lorsque les vaisseaux sont nombreux et rapprochés, comme dans la plupart des racines ligneuses, il prend la forme massive à contours bien nets signalée par Heinricher. Mais, si les vaisseaux sont épars, la pointe du cône se divise, comme je l'ai observé sur les jeunes racines ligneuses d'*Acer*, les racines de Violette et les racines de *Lathræa* ; cette division n'est pas due à une difficulté locale de pénétration, mais à la rareté ou à l'espacement des vaisseaux conducteurs de sève. Parfois, même, ce sont quelques éléments cellulaires qui poursuivent leur développement isolément, voir la racine de *Rumex*. Si, n'ayant pas rencontré en quantité suffisante la sève qu'il recherche, le suçoir atteint une lacune, ses éléments se dissocient, prennent l'aspect d'hyphes de Champignons signalé par Heinricher comme caractéristique du *Lathræa squamaria*. L'aspect dissocié apparaît même sur les coupes longitudinales des suçoirs fixés sur racines ligneuses (fig. 17) ; Heinricher avait lui-même figuré, un peu schématiquement il est vrai, l'une de ces coupes. M. Col, étudiant la fixation sur Vigne, trouvait au suçoir la forme massive signalée par Heinricher ; il concluait que le milieu n'avait pas modifié la forme du cône de pénétration. La racine de Vigne est ligneuse, et sa structure anatomique diffère peu de celle d'une racine de Saule. L'exemple choisi n'est pas probant. La structure de la masse perforante varie avec la structure du milieu envahi ; il y a adaptation à ce milieu ; la forme massive n'est pas un caractère constant.

Les tubes criblés, riches en sève élaborée, sont traversés par le suçoir sans paraître exercer sur lui une action attractive spéciale. Je n'ai jamais observé de rapports intimes entre quelques-uns de ses éléments et les tubes criblés voisins. Les connexions vasculaires entre vaisseaux de même nature observées par Peirce (**63**) chez les Cuscutacées se bornent, chez le *Lathræa clandestina*, aux vaisseaux où circule la sève brute et ne s'étendent pas aux vaisseaux conducteurs de sève élaborée.

Les matières nutritives abondantes dans la zone génératrice libéro-ligneuse sont également sans action sur le développement du suçoir. Je n'ai jamais remarqué une extension du cône dans cette zone, bien que des décollements eussent pu faciliter la pénétration.

L'implantation est le résultat d'une action digestive plus que d'une action mécanique. Le liège est comprimé latéralement, mais cette compression a été précédée d'une perforation. Les éléments à parois cellulosiques sont aplatis au voisinage du suçoir; la diminution du contenu cellulaire est la cause première de cet aplatissement.

Cette action digestive déjà signalée par Heinricher sera mise en évidence mieux encore par l'étude de la nutrition du suçoir et de son action sur l'hôte.

V. Nutrition du suçoir. — Les tissus de l'hôte, disparus pour faire place au cône de pénétration dans l'échancrure parfois très large déterminée par celui-ci, n'ont pu être qu'absorbés et assimilés. Les membranes, cellulosiques, subérifiées ou lignifiées, ont été plus ou moins rapidement, suivant leur nature, transformées, amollies, digérées, sous l'action de diastases produites par le parasite. Le suc cellulaire, modifié ou non, les matières protoplasmiques, vraisemblablement après transformation, ont été absorbés par le suçoir et ont contribué à son développement. A l'extrémité du cône, on voit fréquemment des cellules déformées, à peine reconnaissables et manifestement en voie de disparition (Voir fig. 35 B et 36 A). Les éléments figurés, matières de réserve ou produits d'excrétion, grains d'amidon, substances oléo-résineuses ou cristaux minéraux, disparaissent également sans qu'on puisse les reconnaître, ni dans les tissus du parasite, ni dans des régions plus éloignées de l'hôte où ils eussent été refoulés. Qu'ils aient été digérés par des diastases émises par le parasite, comme cela semble être le cas pour l'amidon, ou qu'ils aient été liquéfiés par quelque ferment provenant de la cellule même où ils étaient inclus, les produits de leur transformation ont été absorbés par le parasite et ont contribué à sa nutrition.

L'action du suçoir ne se borne pas à la destruction des éléments situés sur son parcours ; s'il détruit, c'est pour mieux se fixer, pour mieux s'installer. Lorsque son développement est complet, il est en relation par quelques-unes de ses cellules terminales avec un ou plusieurs vaisseaux ligneux. La paroi des vaisseaux atteints, après un gonflement et un ramollissement dus à quelque diastase, s'amincit, disparaît même, et une cellule du suçoir s'introduit à l'intérieur (Voir fig. 36 B et 50). Que la paroi persiste ou qu'elle disparaisse, la sève contenue dans les vaisseaux de l'hôte filtre peu à peu vers le suçoir ; une partie du courant circulant dans l'hôte est dérivée au profit du parasite. Par l'intermédiaire de son hôte, le parasite se procure l'eau et les sels dissous que toute racine puise dans le sol par ses poils absorbants. Les trachéides n'apparaissent généralement que lorsque le contact avec le bois est assuré ; c'est que leur rôle commence à ce moment. La sève pompée, humée par le suçoir, est transmise par les trachéides au cylindre central de la racine-mère et distribuée dans tout le végétal par les vaisseaux ligneux.

Le courant de sève élaborée, qui circule dans les tubes criblés de l'hôte, ne semble pas intéresser le parasite. Cette matière fluide, riche en principes nutritifs, qui semble toute préparée et devoir constituer un aliment de choix, n'est pas recherchée ; elle est, tout au plus, modifiée à distance et absorbée partiellement de la même façon que les éléments du parenchyme voisin. Le fait que les tubes criblés et leur contenu présentent peu d'intérêt pour le parasite vient confirmer l'hypothèse soutenue par divers auteurs, et en particulier par Mirande dans ses recherches physiologiques sur les Cuscutacées : ce qui est élaboré par une plante ne l'est pas pour une autre ; avant de pénétrer dans une plante, tout élément organique est l'objet d'une transformation; rien de ce qui a été préparé par l'une ne convient à l'autre ; sans faire choix de ses aliments, le parasite les transforme avant de les assimiler ; il y a, comme le dit fort bien Mirande, élaboration des éléments puisés dans l'hôte et synthèse des éléments propres au parasite. Nous trouverons plus loin confirmation de cette hypothèse; pour le moment, je tiens à rappeler que le suçoir ne recherche pas les îlots libériens, qu'il n'y a pas continuité entre les tubes criblés de l'hôte et certains éléments spécialisés du suçoir, et qu'aucun courant de sève élaborée ne peut exister entre la racine attaquée et le parasite.

Après son implantation, le suçoir continue à exercer, par toute la surface de contact, une action digestive sur les éléments voisins. Cette action se manifeste par une modification des tissus, que j'ai signalée à propos de la fixation sur racine de Peuplier, et que j'aurais pu répéter dans tous les autres cas étudiés. Dans les parenchymes à parois cellulosiques, les cellules sont déformées au contact immédiat d'une zone jaune brun qui borde le suçoir ; cette matière brune imprègne les parois ondulées et épaissies des cellules plus éloignées ; elle remplit les méats intercellulaires, et quelquefois le protoplasme intérieur prend la même coloration. Cette matière brune, amorphe, granuleuse, est une variété de lignine et non de la subérine. A. Fraysse (21) prétend que l'écorce de l'hôte ne subit pas de modification sensible. Il n'a dû voir que des suçoirs d'implantation récente et dans une écorce à pénétration facile. Dans quelques cas, j'ai observé en effet une faible extension de la zone brune; elle existe toujours cependant. Le parenchyme ligneux, les fibres lignifiées conservent généralement leur stucture, et au contact du suçoir la forme des éléments est encore reconnaissable ; mais leurs parois sont souvent gonflées, elles prennent une teinte plus pâle avec les colorants habituels de la lignine; le contenu cellulaire est modifié comme dans les parenchymes cellulosiques. Les thylles des vaisseaux ligneux, le cal des tubes criblés sont souvent modifiés et prennent eux aussi une teinte noirâtre qui s'étend dans ces canaux assez loin de la région attaquée (fig. 46).

L'action à distance s'observe également au-dessous de la couche des papilles adhésives. Le liège ne subit pas de modifications apparentes, mais les cellules de l'assise subéro-phellodermique, quelquefois les cellules de l'assise sous-jacente sont modifiées ; comme dans les parenchymes cellulosiques, leurs parois sont épaissies et partiellement lignifiées (fig. 51 A). Cette modification ne peut être occasionnée que par les papilles adhésives ; au début, elles se comportent comme des cellules absorbantes ; elles émettent au dehors des agents de transformation qui peuvent faire sentir leur action même au travers d'un liège assez épais ; mais leur influence est de courte durée ; elles s'adaptent vite à la fonction fixatrice ; leur vitalité diminue, leurs parois se lignifient; elles ne constituent plus que de solides crampons.

Les transformations au voisinage du suçoir ne peuvent-elles être considérées comme une réaction de l'hôte au parasite? Au lieu d'être provoquées par ce dernier, ne constitueraient-elles pas un acte de défense contre l'invasion? Cette hypothèse n'est pas admissible, car les modifications que l'on observe sur les parties latérales sont les mêmes que celles qu'on aperçoit au sommet du cône en voie de pénétration. On ne peut admettre qu'une désorganisation cellulaire, qui facilite la pénétration au sommet, soit une réaction destinée à ralentir l'extension, en largeur. La transformation est d'autant plus profonde, elle s'étend d'autant plus loin que, toutes choses égales d'ailleurs, le suçoir est plus âgé ; elle est fonction de la durée de ce dernier ; elle peut donner une indication de l'âge, qui se trouve toujours confirmée par l'examen des couches ligneuses formées chez l'hôte après la fixation.

L'action à distance est produite par des liquides émis par le suçoir. Ces liquides, avec les diastases qu'ils renferment, filtrent dans les tissus voisins, en transforment les éléments ; la matière brune que l'on observe est vraisemblablement un résidu d'une première et facile digestion, résidu qui lui-même pourra être plus tard détruit et absorbé. Ces liquides se répandent mieux encore dans le milieu aqueux que constituent les lacunes, les décollements ou les déchirures ; tous les tissus bordant ces cavités sont atteints et modifiés (fig. 40 A et 45).

L'action digestive du suçoir est facile à suivre sur certains produits figurés et en particulier sur l'amidon.

Dans la plupart des racines ligneuses, comme celles du Peuplier, du Saule, du Chêne, du Pommier, du Poirier, etc., l'amidon est réparti en granulations assez abondantes dans le parenchyme cortical, dans le parenchyme libérien et dans les rayons médullaires. On le trouve également dans les tiges et racines de Lierre, dans les racines du *Rumex* et de l'Ortie, dans le parenchyme cortical de *Pteris*, où il prend la forme de bâtonnets. Partout où il existe, et quelle que soit sa forme, il disparaît complètement au voisinage immédiat du suçoir ; la disparition est de moins en moins forte au fur et à mesure qu'on s'en éloigne. La zone de disparition totale ou partielle est plus étendue que la partie visible de l'action sur les cellules ; elle peut atteindre une vingtaine d'assises dans l'écorce; elle est moins étendue dans la région ligneuse. Les gros grains d'amidon des racines, rhizomes et écailles de *Lathræa clandestina* semblent d'une digestion plus lente; dans ces organes, la zone de disparition totale n'est jamais bien grande. Chez un même hôte, l'étendue de la zone dépouillée de son amidon peut donner une indication de l'âge du suçoir.

L'amidon se transforme en substances solubles, qui, attirées par le suçoir, pénètrent dans le parasite. J'ai observé sur une racine de Berce, à côté de granules se colorant en bleu par l'iode, d'autres granulations prenant une teinte rougeâtre; ils étaient formés par une érythrodextrine qui avait été précipitée par l'alcool où la racine avait été conservée. L'érythrodextrine apparaissait comme un premier stade dans la transformation de l'amidon sous l'influence du parasite.

J'ai observé assez fréquemment, et particulièrement au contact immédiat des cônes de pénétration laissés par des suçoirs détachés, la présence assez abondante d'une matière bleuissant par l'iode. Dans cette région altérée sans vitalité propre, il est difficile d'envisager la transformation d'un sucre réducteur en amidon. Il est plus vraisemblable d'admettre que la matière, qui a bleui par l'iode, était une amylodextrine, ou amidon soluble, dont le courant vers le suçoir s'est trouvé arrêté par la mort de ce dernier. Le passage dans le parasite ne se ferait donc pas toujours sous la forme de sucre réducteur ; la dégradation de la molécule-amidon n'irait pas au delà d'un des stades de la dextrine.

Quelle que soit la forme sous laquelle l'amidon pénètre, il constitue pour le parasite une source alimentaire importante et non négligée.

Peut-on prétendre, comme A. Fraysse (**21**), que le suçoir ne se développe que sur les organes renfermant de l'amidon, ou, tout au moins, qu'il manifeste une préférence marquée pour ces derniers ? Beaucoup d'organes, à l'époque où je les ai observés, n'avaient pas, ou ne renfermaient que très peu d'amidon. Les racines de Noisetier, de Bouleau, d'*Acer*, n'en renfermaient pas dans leur écorce et n'en possédaient que quelques grains dans leurs rayons médullaires. Je n'ai pu en déceler aucune trace dans les racines de Chèvrefeuille, dans les racines et rhizomes de Violette, dans les organes des Graminées. Dans les tubercules d'Arum, dans les racines tuberculeuses de Ficaire, l'amidon avait déjà disparu au profit des jeunes pousses feuillées. On pourrait objecter que, sur ces espèces, la formation des suçoirs est accidentelle, et que le *Lathræa clandestina* ne manifeste pas pour elles une préférence évidente. Si l'amidon est la substance particulièrement recherchée, comment expliquer que sur une racine d'Ortie un cône de pénétration, qui s'est enfoncé dans un secteur amylifère, change de direction pour entrer dans un secteur vasculaire très pauvre en amidon? Si l'amidon est l'aliment convoité, la pointe du suçoir, en pénétrant dans le bois, devrait rechercher surtout les rayons médullaires généralement amylifères ; à maintes reprises, j'ai eu l'occasion d'observer le contraire. De même que le *Lathræa clandestina* ne manifeste aucune préférence quant à la nature où à la longévité d'un organe souterrain, de même il se fixe indifféremment sur des organes pourvus ou dépourvus d'amidon. Ce qu'il recherche avant tout et surtout, c'est la sève brute; mais il fait son profit des autres aliments placés à sa portée; il utilise, dans ce but, les propriétés digestives dont il a fait preuve pour pénétrer jusqu'au bois.

Les substances excrétées par l'hôte, ou dont le rôle comme matières de réserve est mal défini, telles que glucosides, tanin, matières oléo-résineuses, minéraux cristallisés, disparaissent dans la zone de pénétration. A aucun moment de l'évolution du suçoir, je n'ai pu en déceler dans ses tissus.

J'ai recherché la salicine dans les racines de Saule et les suçoirs qu'elles portent. Le traitement par l'acide sulfurique concentré est délicat et la détérioration des tissus est rapide. En traitant les coupes par l'eau de Javel fortement alcalinisée par de la soude, j'ai obtenu une coloration allant du jaune brun au rouge violacé dans les cellules corticales périphériques et dans les cellules du parenchyme libérien prolongeant les rayons médullaires. Je n'ai observé aucune coloration dans le suçoir. Au voisinage du cône de pénétration, les cellules de la racine de Saule prenaient la même coloration que les cellules éloignées. La salicine n'est donc pas digérée à distance par le parasite. Le suçoir ne renfermerait pas le ferment, émulsine, capable d'hydroliser la salicine en glucose et saligénine. Th. Bondouy (**3**) a signalé la présence de l'émulsine dans le *Lathræa squamaria.* Je l'ai recherchée dans les rameaux de *Lathræa clandestina.* J'ai suivi exactement la technique indiquée par Bondouy. J'ai pulpé et fait macérer dans de l'eau distillée 300 grammes de rameaux écailleux bien débarrassés de la terre et des matières étrangères. J'ai fait agir le filtrat sur une solution d'amygdaline pendant quarante heures dans une étuve à 30°. Après distillation, je n'ai pu déceler la moindre trace d'acide cyanhydrique. Des rameaux de *Lathræa clandestina* pris en mars, au début de la floraison, ne renfermaient donc pas d'émulsine, et il n'est pas surprenant qu'à cette époque les suçoirs ne puissent agir sur la salicine du Saule.

J'ai recherché fin avril la franguline dans des racines de *Rhamus frangula* L. et dans les suçoirs qui y étaient fixés. J'ai obtenu une bonne localisation de ce glucoside en exposant les coupes à des vapeurs ammoniacales, suivant le dispositif indiqué par Goris (**26**). Au bout d'un quart d'heure, des cellules, éparses dans l'écorce, particulièrement nombreuses à la périphérie, et quelques cellules des rayons médullaires, prenaient une couleur rouge-brique. Je n'ai jamais obtenu la moindre coloration dans le suçoir. Dans la zone atteinte par le parasite, facile à distinguer par suite de la disparition de l'amidon, les cellules de l'hôte se coloraient d'une façon aussi intense que dans la zone, plus éloignée, où aucune action ne s'était fait sentir. Le suçoir ne produit pas la diastase susceptible d'hydroliser la franguline ; cet alcaloïde, comme la salicine, n'est pas utilisé par le parasite ; ce n'est pas un aliment utilisé comme l'amidon.

Le tanin, abondant dans beaucoup de racines-hôtes, soit dans le liège, soit dans le parenchyme cortical ou dans le parenchyme ligneux, n'a jamais pu être décelé dans le suçoir. Dans la région de l'hôte altérée par le parasite, il se rencontre avec la même abondance que partout ailleurs.

Il n'est donc pas digéré à distance ; si dans la région de pénétration il a été absorbé, ce n'est qu'après modification, et cette modification n'a pu être déterminée par le parasite, elle n'a pu être produite que par l'hôte lui-même.

Le Lierre possède des canaux sécréteurs; dans le rhizome, ils sont superposés aux faisceaux libéro-ligneux et se rencontrent également dans le tissu médullaire. Leurs cellules sécrétrices renferment des granules qui se teignent en rouge vif avec le soudan, et en noir avec l'acide osmique. Les granules sont légèrement altérés à distance par le suçoir (fig. 39) ; les cellules les plus voisines du cône, ou ne renferment plus de granules, ou les granules sont de taille réduite. Il est possible que cette modification ne soit pas due au suçoir ; les cellules sécrétrices sont altérées, leur vitalité est diminuée et leur fonction est certainement ralentie.

Les cristaux de sels calciques sont fréquents dans l'écorce des racines parasitées. Ils sont prismatiques dans le Pommier; le plus souvent ils ont la forme de tête d'Oursin comme dans le Lierre, le Chèvrefeuille, la Bourdaine, le Noisetier, etc. Je n'ai rencontré aucun cristal ni dans le suçoir ni dans les racines, les rhizomes et les écailles de *Lathræa clandestina*. Dans l'hôte, au voisinage du suçoir, ils sont aussi abondants qu'ailleurs ; on en trouve fréquemment dans des cellules fortement désorganisées (fig. 39). Le parasite est incapable de les détruire et de les utiliser à son profit.

Tous les éléments de l'hôte ne se rencontrent donc pas indistinctement dans le parasite. Quoique intimement unis, hôte et parasite conservent leur individualité ; il y a élaboration de certains produits aux dépens de l'hôte par le parasite. C'était la conclusion de Mirande, c'est également la mienne. Le *Lathræa clandestina*, outre l'eau et les sels dissous, élabore le plasma cellulaire dont il tire des éléments azotés, les membranes cellulaires et l'amidon qui lui apportent des éléments hydrocarbonés ; il paraît incapable de digérer lui-même les glucosides, le tanin, les matières oléo-résineuses et les minéraux cristallisés.

Les suçoirs fixés sur des corps inertes ne peuvent rien extraire de leur support. En est-il de même des suçoirs fixés sur des matières en décomposition et particulièrement sur des racines en voie de désorganisation ? Le *Lathræa clandestina*, qui est manifestement un parasite, ne peut-il vivre partiellement en saprophyte ?

La figure 53 représente la coupe transversale d'un suçoir fixé sur une racine morte. L'extérieur de cette racine était encore résistant ; deux assises cellulaires à parois lignifiées et vides de tout contenu formaient la couche de résistance. Le parenchyme cortical était entièrement désorganisé, il présentait des déchirures telles que la partie centrale adhérait à peine aux assises périphériques. L'endoderme encore reconnaissable renfermait quelques grains d'amidon. Le parenchyme du cylindre central présentait des traces de dégénérescence ; bois et liber avaient encore leur structure normale. Le suçoir était bien développé ; il présentait une série de trachéides allant jusqu'à l'extrémité du cône, jusqu'au contact avec la partie ligneuse de la racine-hôte. Les papilles adhésives étaient abondantes ; elles assuraient à elles seules la fixation ; aucun repli préhenseur ne s'était formé sur cette surface ondulée. Étant donné l'état de désorganisation avancée de la racine-hôte, il est difficile d'admettre que la mort ait été provoquée par le suçoir.

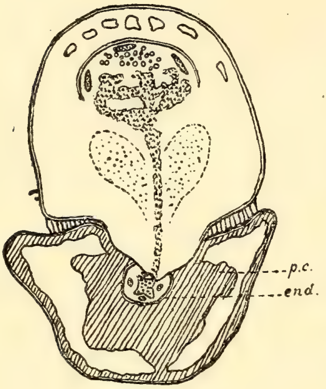


Fig. 53. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur racine morte : *pc*, parenchyme cortical désorganisé ; *end*, endoderme. (Grossissement : 15 diamètres.)

Dans un autre cas, sur une grosse racine ligneuse dont l'écorce et le liber se détachaient par lambeaux, une racine de *Lathræa* avait donné trois suçoirs parfaitement adhérents. L'un d'eux, en coupe transversale, ne montrait qu'une faible pénétration ; il avait perforé le liège et s'enfonçait dans les tissus décomposés de l'écorce. La présence d'une assise pilifère continue avec poils absorbants latéraux, la formation de quelques trachéides dans le noyau seulement, attestaient la jeunesse du suçoir. Il eût pu, vraisemblablement, continuer son évolution et atteindre la partie ligneuse. Il était trop jeune pour avoir provoqué la mort de cette grosse racine.

Sur une racine de Pommier, de 1 centimètre de diamètre, en décomposition, j'ai observé une racine de *Lathræa clandestina* qui rampait à sa surface ; elle s'était enfoncée, par endroits, au point de ne pouvoir être détachée qu'en enlevant par lambeaux l'écorce voisine. L'assise pilifère était continue, malgré la taille importante de cette racine (1 millimètre de diamètre), et donnait naissance à de nombreux poils absorbants. La racine émettait de fines radicelles qui s'enfonçaient à l'intérieur de l'hôte. Je n'ai pu observer qu'un seul suçoir en voie de formation ; les trachéides n'étaient pas différenciés, le tissu hyalin n'était pas distinct ; des poils absorbants recouvraient ce gonflement, ébauche d'un suçoir. Dans la masse en décomposition formée par la racine de Pommier, la racine de *Lathræa* avait pu pénétrer et exercer ses fonctions digestives par toute sa surface. La zone absorbante n'est donc pas toujours et forcément localisée au sommet d'un suçoir. Dans quelques cas, très exceptionnels, elle peut s'étendre à toute la surface de la racine.

Les observations que je viens de signaler montrent non seulement que des suçoirs peuvent se développer sur des organes morts, mais encore que, là où ils sont bien développés, ils puisent dans ces organes les liquides contenus dans les vaisseaux ligneux. Ils peuvent, par surcroît, activer la décomposition, digérer les membranes cellulaires comme sur les organes vivants, et se nourrir de leurs débris. Il n'y a pas saprophytisme vrai, car il n'y a nutrition qu'aux dépens d'éléments morts ayant encore conservé leur organisation générale, et non pas aux dépens de matières complètement désorganisées.

Que l'hôte soit vivant ou qu'il soit mort, la majeure partie des aliments qui y ont été puisés sont mis en réserve dans le suçoir. C'est à un dépôt de substances nutritives que le suçoir doit généralement la forme renflée qu'on lui connaît. Les éléments hydrocarbonés, sous une forme soluble, sont transportés dans les parties supérieures et latérales du suçoir ; subissant une transformation inverse, ils se déposent sous forme de grains d'amidon dans les grandes cellules polyédriques du tissu cortical externe. En coupe transversale, la région amylifère dessine un fer à cheval, qui, s'appuyant sur le cylindre central, descend sur les côtés jusqu'au voisinage des replis préhenseurs. Outre l'amidon, l'iode décèle également de l'érythrodextrine dans le parenchyme, où sont noyés les trachéides du noyau et du sommet de la plaque. La présence de l'érythrodextrine dans ce tissu indique la voie suivie par les matières solubles qui reformeront l'amidon. L'amidon ne se rencontre pas dans les replis préhenseurs ; le rôle de ces derniers n'est donc pas d'augmenter la masse de réserve. Les suçoirs fixés sur corps inertes ne renferment pas d'amidon ; il en est de même lorsque les organes-supports ne sont pas amylifères. Dans tous ces cas, on ne trouve quelques granulations amylacées que dans le parenchyme appartenant à la racine formatrice. L'amidon du suçoir provient donc exclusivement de l'amidon contenu dans l'hôte. La cellulose des membranes digérées a pu donner naissance à des aliments hydrocarbonés ; mais ces aliments peu abondants ont été entraînés dans le reste du végétal ; on trouve en effet de l'érythrodextrine dans le noyau de trachéides, même lorsque l'hôte est dépourvu d'amidon.

Le tissu hyalin serait une réserve de matières albuminoïdes. Outre les gros noyaux avec nombreuses inclusions de matières protéiques, on peut observer, d'après Heinricher, la présence d'albumine par le trouble laiteux que provoque la chaleur. Ces matières albuminoïdes proviendraient des matières plasmatiques digérées, en particulier lors de la pénétration. Il est à remarquer, en effet, que le tissu hyalin se différencie de bonne heure ; on peut déjà le mettre en évidence alors que les trachéides ne sont pas encore individualisés.

Cette mise en réserve, dans la région médiane et supérieure exclusivement, s'explique par l'évolution dernière du suçoir qu'il me reste à examiner.

VI. Réaction de l'hôte. — La plupart des organes parasités portent de nombreuses cicatrices laissées par d'anciens suçoirs. Tous les auteurs ont signalé ces cicatrices ; mais personne n'a insisté sur le mode de cicatrisation et sur ses conséquences possibles quant à la vitalité de l'hôte.

Les cicatrices se rencontrent tant sur les racines ligneuses que sur les racines herbacées; on en observe sur le Peuplier, le Saule, l'Aune, le Chêne, etc., comme sur la Berce, le Pissenlit, la Violette, le Lierre, etc. Elles forment des taches allongées ou des cupules ; leurs extrémités se prolongent quelquefois par une fente qui peut s'étendre sur 1 centimètre de longueur, comme je l'ai observé sur les racines de Pommier et de Poirier. Les papilles adhésives, les replis préhenseurs persistent quelque temps ; ils forment, sur les bords de la cavité, des bourrelets qui disparaissent peu à peu. Le cône de pénétration noircit, se détache par fragments ; son sommet désorganisé persiste longtemps et forme une sorte de bouchon protecteur qui recouvre la plaie pendant la cicatrisation ; je n'ai jamais observé une mise à nu du bois de l'hôte.

Les racines de *Lathræa clandestina* sont souvent garnies de suçoirs libres de toute adhérence. Sur les grosses racines, ils font à peine saillie au dehors; ils se reconnaissent à leur surface sensiblement plane et généralement elliptique ; ils se sont trouvés englobés par suite de l'accroissement en épaisseur de la racine. Sur les plus petites racines, ils ont conservé leur forme ovoïde. Les suçoirs ne tombent donc pas à proprement parler, ils se détachent de leur hôte.

Généralement la surface de séparation est sensiblement plane ; quelquefois les replis préhenseurs sont encore visibles, et une sorte de gouttière indique l'ancienne surface d'adhérence ; exceptionnellement, le suçoir est petit et ne présente qu'une tache brune plus ou moins allongée à son sommet. Dans ce dernier cas, comme je l'ai déjà dit, ce sont des suçoirs arrêtés dans leur développement ; le contact avait été de faible durée ; la séparation, due à une cause extérieure, s'était faite dès le début de la pénétration.

Ceci nous montre déjà que la durée fonctionnelle d'un suçoir peut être variable. Beaucoup d'observations relatives à la durée des suçoirs ont été signalées ; elles se rapportent pour la plupart au *Lathræa squamaria*. Pour le *Lathræa clandestina*, Pitra pense que les suçoirs sont pluriannuels ; Heinricher reproduit deux figures desquelles il ressort que, sur le Saule, les suçoirs peuvent vivre pendant quatre ans. Les suçoirs peuvent rester adhérents pendant plusieurs années, mais leur durée est rarement aussi longue. D'abord la vie du suçoir est liée à celle de l'hôte. Sur un organe annuel, il se détache avant la disparition de cet organe. Dans quelques cas, le suçoir se détache avant d'avoir atteint le bois, soit qu'il y ait réaction précoce de l'hôte, soit, plutôt, en raison d'une nutrition insuffisante du parasite. Lorsque le suçoir est bien implanté et lorsqu'il a une structure normale, il peut ne persister que peu de temps par suite d'exfoliations répétées du liège de l'hôte ; sur le Bouleau, sur le Noisetier, l'exfoliation provoque un détachement précoce du suçoir. Le suçoir n'a donc pas une durée constante ; le détachement n'est pas saisonnier ; la durée varie avec la nature et la structure de l'hôte ; sur certains organes vivaces ligneux ou herbacés, le suçoir peut persister pendant plusieurs années.

A un moment donné, une zone de moindre résistance, indice d'une rupture prochaine, apparaît. Elle s'étend dans toute la largeur du suçoir parallèlement à la surface de l'hôte ; elle traverse le tissu cortical, la pointe du tissu hyalin, et la plaque de trachéides laissant généralement vers le support les replis préhenseurs, les papilles adhésives et le cône de pénétration. J'ai rencontré, sur une racine de Noisetier, un suçoir qui, extérieurement, ne présentait aucune trace de dégénérescence, et qui se brisa suivant cette zone dans toutes les coupes. Les cellules situées au-dessus de la zone de rupture perdent leur contenu ; les parois s'épaississent et prennent une teinte brune; le vert d'iode et le carmin aluné leur communiquent une teinte bleu violacé; le soudan ne les colore pas ; elles assurent la cicatrisation, non par subérification, mais par lignification partielle.

C'est d'ailleurs là le procédé général de cicatrisation chez le *Lathræa clandestina*. La coloration brune apparaît dans les tissus blessés des racines et des rhizomes ; elle apparaît également à la base des écailles avant leur chute. Il n'y a jamais formation de liège.

La ligne de séparation est mal définie. Lors de la rupture, la surface est rugueuse ; par la suite, elle devient plus lisse, car les éléments en saillie disparaissent. La dégénérescence peut s'étendre assez loin au delà de cette ligne (fig. 54); elle est moins étendue dans la plaque de trachéides, dont les éléments plus résistants forment souvent une proéminence.

Remarquons que le détachement du suçoir n'a pas pour effet la perte des substances de réserve accumulées dans ses tissus; la zone, qui reste adhérente à l'hôte, n'en renfermait pas. Tout ce que le suçoir a pu élaborer aux dépens de l'hôte reste dans le parasite, sans qu'une émigration préalable soit nécessaire.

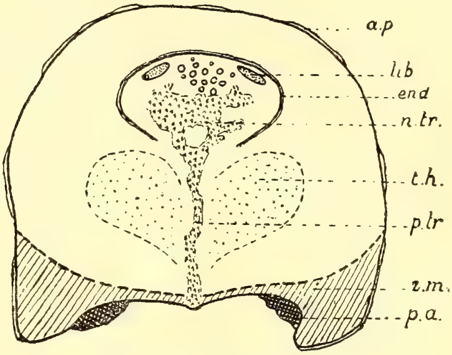


Fig. 54.— Suçoir de *Lat. clandestina* détaché d'une racine de Noisetier: *ap*, débris de l'assise pilifère ; *ntr*, noyau de trachéides ; *ptr*, plaque de trachéides ; *th*, tissu hyalin ; *zm*, zone morte imprégnée de substance brune ; *pa*, débris des papilles adhésives. (Grossissement : 28 diamètres.)

Le détachement est-il provoqué par une réaction de l'hôte? Heinricher (**32**) a signalé la formation de thylles dans les vaisseaux du bois de l'hôte au voisinage du parasite. J'ai observé fréquemment la présence de ces thylles dans presque tous les organes parasités et quelquefois assez loin du cône de pénétration (fig. 48). Ils entravent la circulation de la sève recherchée par le parasite ; ils maintiennent dans la racine-hôte des liquides puisés par elle et pour elle. Ce mode de protection n'a qu'une efficacité momentanée. La callose, qui constitue les thylles, est susceptible d'être attaquée et transformée à distance par des liquides émis par le suçoir ; j'ai signalé cette modification dans les Graminées ; dans d'autres plantes, on peut observer une matière brune remplissant certains vaisseaux comme certaines cellules du parenchyme ligneux.

Heinricher signale encore, dans le Saule, « une couche de périderme qui limite la partie atteinte par le parasite » ; il ajoute : « On observe, spécialement autour des vieux cônes de pénétration, un processus de lignification, qui s'étend à toute l'écorce du voisinage. » Cette réaction de l'hôte est très fréquente. Dans presque tous les organes examinés, j'ai vu une zone génératrice apparaître dans l'écorce et fournir non pas du bois, comme le prétend Heinricher, mais du liège ; on n'observe aucune coloration avec le vert d'iode, la phloroglucine et l'acide chlorhydrique; par contre, la coloration par le soudan est toujours très nette. L'assise de régénération apparaît plus ou moins tôt; elle est située plus ou moins loin du suçoir suivant les cas. Quand elle est complète, elle relie l'assise génératrice subéro-phellodermique à l'assise génératrice libéro-ligneuse traversant toute l'écorce et isolant tous les éléments atteints.

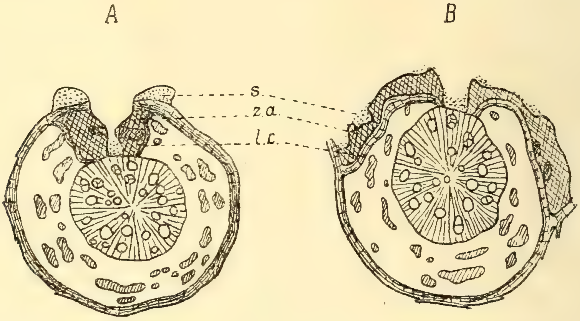


Fig. 55. — Cicatrices laissées par des suçoirs de *Lat. clandestina* sur des racines de Peuplier. (Grossissement : 20 diamètres) : *s*, débris du suçoir ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel.

Dans le Peuplier, le liège cicatriciel formé dans une jeune racine (fig. 55) prend naissance sur le liège périphérique au delà des papilles adhésives, isolant une portion importante de l'écorce. Il englobe et rejette des faisceaux de sclérenchyme. L'assise génératrice qui lui a donné naissance régénère, par sa partie profonde, l'écorce détruite. Elle apparaît pendant l'activité du suçoir, comme le montre la figure 30; au début, elle prolonge l'assise génératrice subéro-phellodermique et s'infléchit vers le centre ; des cellules en voie de division présentent déjà des symptômes de désorganisation ; il est possible que cette première ébauche soit atteinte par le parasite et ne puisse achever son développement ; mais, par un procédé analogue, une nouvelle assise apparaîtra en un point plus éloigné.

Deux zones de régénération ont apparu successivement sur une jeune racine d'Orme (fig. 56). Le premier liège formé a essayé de barrer la route au suçoir ; ce dernier a peut-être été arrêté dans son développement, mais il a certainement continué à exercer son action au delà de cette barrière, et une seconde zone est apparue plus loin. Le suçoir n'a pas atteint le bois ; faut-il attribuer cette particularité aux deux lièges formés successivement ? Il est difficile de l'affirmer. Il semble, en tout cas, que l'apparition du liège chez l'Orme soit très précoce ; la figure 35 C montre une couche de liège importante et continue isolant un cône de pénétration peu développé.

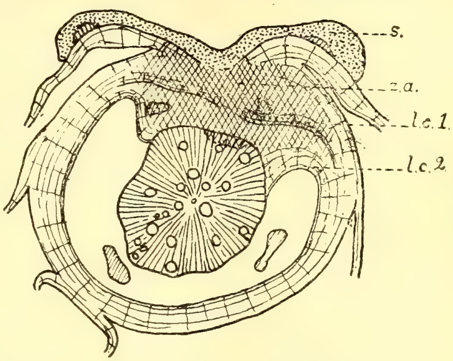


Fig. 56. — Cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina* sur une jeune racine d'Orme : *s*, débris du suçoir ; *za*, zone altérée ; *lc*1, premier liège cicatriciel ; *lc*2, second liège cicatriciel. (Grossissement : 95 diamètres.)

La coupe d'une cicatrice, observée sur une racine pivotante d'*Heracleum sphondylium* (fig. 57), montre également un liège continu autour d'un cône de pénétration faible. Le liège est peu épais, il n'a pu constituer un obstacle sérieux ; dans ce cas, la croissance a été certainement arrêtée par une autre cause.

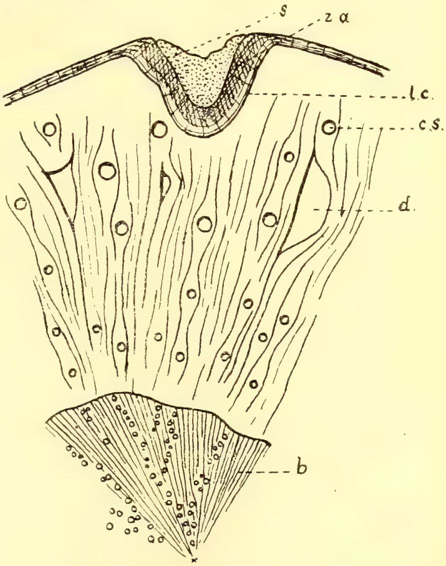


Fig. 57. — Cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina*, sur une racine pivotante de Berce : *s*, débris du suçoir ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *cs*, canaux sécréteurs ; *d*, lacune ; *b*, bois. (Grossissement : 17 diamètres.)

C'est également pour une autre cause que le suçoir, qui a laissé une cicatrice sur une tige de Lierre (fig. 58), n'a pas continué son développement. Le liège protecteur est épais; il lui a fallu un certain temps pour arriver à cet état; un suçoir vigoureux eût pu atteindre les faisceaux ligneux pendant ce temps.

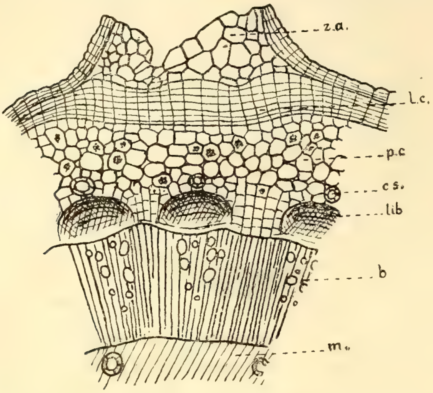


Fig. 58. — Coupe transversale d'une cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina* sur une tige de Lierre : *za*, zone altérée; *lc*, liège cicatriciel; *pc*, parenchyme cortical avec cristaux d'oxalate de chaux; *cs*, canaux sécréteurs; *lib*, faisceaux libériens ; *b*, faisceaux ligneux ; *m*, moelle. (Grossissement : 40 diamètres.)

La cicatrice est d'ailleurs ancienne; tout le cône de pénétration a disparu; il n'a laissé que son empreinte et la trace de son action sur le parenchyme externe.

La coupe d'une jeune racine de Pommier (fig. 37 A) montre une zone de régénération très active et qui a déjà fonctionné pendant la durée de fixation. Elle est très éloignée du cône de pénétration ; l'influence du parasite s'est étendue très loin, vraisemblablement par suite des déchirures de l'écorce. La figure 59 montre à un plus fort grossissement le mécanisme de régénération ; des cellules parenchymateuses s'allongent dans la direction du parasite ; des cloisons transversales apparaissent ; les plus externes, formées les premières, sont déjà subérifiées; les plus internes sont cellulosiques.

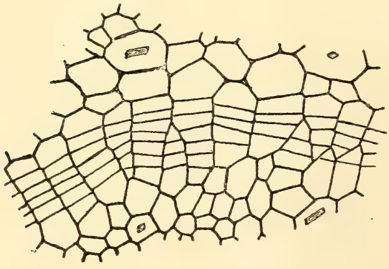


Fig. 59.— Zone de régénération dans une racine de Pommier (Voir fig. 37 A). (Grossissement : 180 diamètres.)

C'est par un mécanisme analogue que se fait la régénération sur les racines de *Lathræa clandestina* (fig. 51 A). Dans ce cas, il n'y a jamais formation de liège; des cellules parenchymateuses se divisent, refoulent au dehors les tissus altérés et régénèrent la région détruite. J'ai observé le débris d'un suçoir sur racine de *Lathræa clandestina*; la pointe n'avait pas atteint le bois, elle était entourée par une large zone de régénération sans trace de subérification; l'arrêt dans le développement du suçoir n'avait donc pu être causé par une réaction de l'hôte.

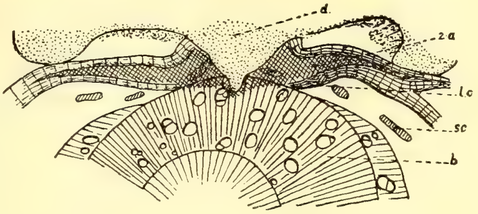


Fig. 60. — Débris d'un suçoir de *Lat. clandestina* sur racine d'Acer : *d*, débris du suçoir où l'on reconnaît encore les replis préhenseurs et les papilles adhésives ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois, le bois de la 3e année est peu épais, il ne s'en est pas formé au voisinage du cône de pénétration. (Grossissement : 11 diamètres.)

Chez les racines âgées, la protection ou la cicatrisation semble plus lente. C'est au moins le cas sur une racine d'*Acer* âgée de trois ans dont la figure 60 représente une coupe transversale. La fixation s'est faite pendant la seconde année. Le bois de la troisième année n'apparaît qu'assez loin du suçoir. Le liège cicatriciel est peu épais; la régénération a été tardive.

La coupe transversale d'une cicatrice sur racine âgée de Poirier (fig. 61) montre que la régénération n'a commencé qu'un an après l'introduction du suçoir ; il a pu faire sentir son action à une grande distance ; il était peut-être déjà détaché lorsque le liège est apparu.

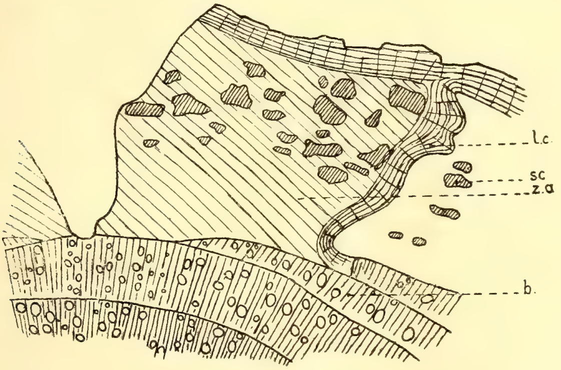


Fig. 61. — Coupe transversale d'une cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina* sur racine de Poirier : *lc*, liège cicatriciel ; *za*, zone altérée ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois ; deux couches annuelles se sont formées après la pénétration du suçoir ; le liège cicatriciel n'est apparu que la dernière année. (Grossissement : 15 diamètres.)

La nouvelle zone génératrice subéro-phellodermique refoule peu à peu vers l'extérieur les débris du suçoir et la région altérée ; les bourrelets de liège s'affrontent et se soudent. La figure 62 montre le resserrement de la fente et l'accolement prochain des deux bourrelets. Dans la figure 63, représentant cependant une coupe dans la région médiane où l'accolement se réalise en dernier lieu, la couche de liège est continue ; elle a laissé dans la profondeur quelques débris du suçoir en contact avec le bois. Seuls ces débris persisteront, recouverts bientôt par de nouvelles couches ligneuses, et il ne restera du suçoir qu'une petite masse noirâtre incluse dans le bois.

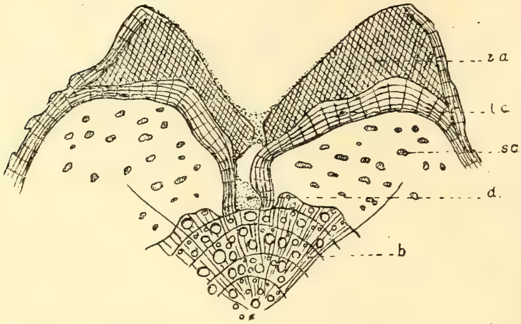


Fig. 62. — Coupe transversale d'une cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina*, sur racine de Chêne : *d*, débris du suçoir ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, couches ligneuses annuelles. (Grossissement : 13 diamètres.)

La régénération des tissus corticaux détruits est donc la règle générale. Elle est précédée le plus souvent d'une formation protectrice de nature subéreuse, et non ligneuse, qui constitue une cicatrisation. Le liège apparaît dès l'implantation du parasite dans certains cas, quelquefois beaucoup plus tard. Le liège peut-il être considéré comme une réaction de l'hôte au parasite ? Il est difficile de l'affirmer. En tout cas, le liège ne constitue, comme les thylles des vaisseaux, qu'une protection insuffisante. Il peut être perforé par le suçoir comme le liège externe, et comme ce dernier il ne peut s'opposer à la diffusion des ferments dont l'activité désorganise les tissus.

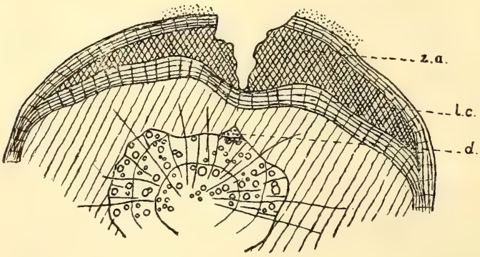


Fig. 63. — Coupe transversale et médiane d'une cicatrice laissée sur racine de Pommier par un suçoir de *Lat. clandestina* ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *d*, débris du suçoir. (Grossissement : 25 diamètres.)

L'hôte, s'il peut reconstituer les parties altérées et détruites, est donc à peu près sans défense contre le parasite.

Cependant les suçoirs disparaissent tôt ou tard. Est-ce par suite d'un épuisement de l'hôte? Le parasite tue-t-il? Exerce-t-il une action funeste sur les végétaux atteints?

Les observations sont nombreuses et les avis partagés en ce qui concerne le *Lathræa squamaria.* Sur le *Lathræa clandestina*, je ne connais que l'opinion de Heinricher et les remarques de Col et de Marsais.

Pour Heinricher, si les vieux arbres ou arbrisseaux, atteints par une riche colonie de *Lathræa*, ne succombent que lentement, les plus jeunes ne résistent pas à l'attaque d'un bourgeonnement puissant. Il appuie son opinion sur une observation faite au jardin botanique d'Innsbrück. De jeunes Saules, d'un diamètre de 11 à 12 centimètres, vraisemblablement plantés, et par conséquent dans une terre remuée, furent envahis par le parasite et moururent : Heinricher attribue cette mort au *Lathræa clandestina.* Si, affirme-t-il encore, on ne fait pas attention à la mort des arbres ou arbrisseaux causée par le parasite, c'est qu'ils sont dans un milieu boisé et qu'on ne peut se rendre compte de la cause de leur dépérissement.

M. Col (**11-12**) et P. Marsais (**54, 55**), dans leurs observations sur les vignobles de la Loire-Inférieure, ont constaté que les pieds atteints prennent l'aspect de Vignes phylloxérées. « Les ceps ne meurent que très lentement, mais fleurissent peu ; les bourgeons ont un retard de deux à quatre semaines, parce que le parasite reprend son activité printanière avant la Vigne. » Les dégâts causés avaient inquiété les viticulteurs. Les remèdes préconisés par Col et Marsais : arrachage du parasite, cessation des apports de terre provenant des fossés humides où croît le *Lathræa clandestina*, ont arrêté facilement l'invasion. En mai 1919, le maire de la commune de Vallet me signalait que la maladie avait disparu à peu près complètement.

Envisageant les autres plantes parasitées dans la même région, Col (**12**) écrit que les arbres les plus divers, Peupliers, Saules, Frênes, Aunes, etc., « ne paraissent pas souffrir ».

Pour ma part, je n'ai jamais constaté que les arbres et arbustes parasités fussent moins vigoureux que les arbres et arbustes du voisinage. Dans les prairies, dans les vergers, dans les terrains incultes, là où les terres ne sont pas labourées, il m'a toujours été impossible de reconnaître, par l'aspect de la végétation arborescente, l'emplacement d'une colonie de *Lathræa clandestina*. La végétation herbacée, dans les prairies et les vergers, là où elle est abondante, m'a toujours fourni de bonnes indications ; mais, à l'encontre de ce qu'on pourrait supposer, la présence de *Lathræa clandestina* m'était signalée par une végétation luxuriante.

De toute évidence, le parasite emprunte à son hôte la majeure partie des aliments nécessaires à son développement. Il dérive à son profit une partie de la sève brute ; cette perte, pour l'hôte, ne peut-elle être compensée par une absorption plus grande? L'eau ne fait jamais défaut dans les sols humides où croissent les *Lathræa*. La règle physiologique qui veut que la consommation règle l'absorption ne peut-elle s'appliquer ici? Les racines parasitées puiseraient dans le milieu environnant à la fois l'eau qui leur est nécessaire et l'eau exigée par le parasite.

Le parasite détruit une partie des tissus de l'hôte ; il absorbe en particulier les réserves amylacées accumulées dans le voisinage. C'est une perte pour l'hôte, elle est réparable le plus souvent, et elle ne semble pas mettre sa vie en danger.

Heinricher fait remarquer que le bois, mis à nu par la mort du suçoir, peut se trouver attaqué par les agents atmosphériques. Je n'ai jamais observé une mise à nu du bois. Les débris du suçoir garnissent toujours et pendant longtemps les bords et le fond de la cicatrice ; les débris cellulaires, imprégnés de cette matière noire particulière aux *Lathræa*, jouent certainement à l'égard de l'hôte ce rôle protecteur signalé sur les organes des *Lathræa* eux-mêmes.

Le parasite tue-t-il son hôte par quelque sécrétion nocive? Je n'ai jamais observé, et personne n'a signalé jusqu'ici une pareille action.

La vitalité de l'organe attaqué peut être diminuée momentanément, elle est rarement anéantie. La région perforée est toujours très limitée ; elle ne s'étend jamais sur une grande longueur, et en profondeur elle atteint rarement la région axiale. Sur les grosses racines il n'est pas rare de rencontrer sur une même génératrice des cicatrices et des suçoirs bien vivants ; les suçoirs détachés n'ont pas épuisé beaucoup leur hôte, puisque, dans le voisinage immédiat, d'autres suçoirs trouvent encore leur alimentation. De petites racines attaquées simultanément par plusieurs suçoirs peuvent succomber. Tous les auteurs ont signalé des suçoirs fixés sur racines mortes, et j'en ai vu moi-même. Les suçoirs sont-ils toujours la cause de cette mort? J'ai figuré ci-dessus de grosses et de petites racines dont la désorganisation était certainement antérieure à la fixation des suçoirs.

La végétation du *Lathræa clandestina*, dans les sols tassés et peu aérés où il se développe généralement, est faible. Il donne chaque année, outre ses organes floraux, quelques rameaux à entre-nœuds courts et à écailles imbriquées. Il n'exige vraisemblablement pas une nourriture abondante, et on comprend que les organes parasités souffrent peu de sa présence. Lorsque le sol est labouré périodiquement, le développement est beaucoup plus rapide. Dans un jardinet bordé de vieux troncs d'Ormes qui émettaient de place en place des rejets, j'ai observé des rameaux de *Lathræa clandestina* beaucoup plus vigoureux qu'ailleurs; ils étaient épais; les entre-nœuds étaient longs et les écailles larges. Une pareille végétation peut nuire plus gravement aux plantes nourricières. On conçoit que, dans un vignoble dont le sol est fréquemment remué, le *Lathræa clandestina* puisse occasionner, par suite d'une végétation très active, le dépérissement de certains ceps. La Vigne semble d'ailleurs moins résistante que les autres végétaux en raison de son faible système radiculaire. Dans les dégâts signalés par Col et Marsais, il n'est point nécessaire de mettre en cause la pourriture provoquée par un excès d'humidité, comme le fait Marsais ; l'action du parasite peut suffire.

C'est probablement une végétation vigoureuse, provoquée par une terre remuée, qui a aussi déterminé la mort des Saules dans le jardin botanique d'Innsbrück.

A part ces cas exceptionnels, il n'apparaît point que le parasite fasse souffrir gravement les plantes hospitalières, et le détachement du suçoir semble provenir plutôt d'une diminution dans la vitalité de ses éléments que d'un épuisement de l'hôte.

B. — Lathræa squamaria.

De nombreux savants français et surtout étrangers ont observé et décrit le suçoir de *Lathræa squamaria*. Je me contenterai de rappeler leurs conclusions, en y joignant mes observations personnelles et en insistant sur les similitudes et les dissemblances entre ce suçoir et celui de *Lathræa clandestina*.

I. Aspect extérieur. — Bowman (**4**), qui, le premier, a signalé les suçoirs, les compare à de petits tubercules, bruns, semi-globulaires, pas plus larges qu'une petite tête d'épingle. C'est bien sous cet aspect que je les ai vus ; toutefois, ils sont blanchâtres quand ils sont jeunes, et ne prennent la teinte brune qu'en vieillissant, comme l'a remarqué Pitra (**64**). Leur taille peut atteindre celle d'un grain de Chènevis ; elle est généralement comprise entre celle d'un grain de Millet et celle d'une tête d'épingle, d'après Heinricher (**30**). Leur grosseur est en rapport avec celle de la racine-hôte. Les suçoirs sont donc moins volumineux que ceux de *Lathræa clandestina* ; ils sont aussi moins aplatis, moins allongés, plus globuleux ; leur grand axe est peu distinct, et, quand il est visible, il est orienté suivant l'axe de la racine-hôte. Ils sont quelquefois fusionnés, suivant Heinricher. Ils seraient latéraux et terminaux d'après Bowman, Kerner et Wettstein (**69**). Je n'en ai jamais rencontré à l'extrémité de la racine ; et, pour Heinricher, ils seraient toujours et exclusivement latéraux. Comme pour les suçoirs de *Lathræa clandestina*, des radicelles peuvent se développer à leur niveau.

II. Structure anatomique. — Le suçoir comprend une partie externe et une partie interne qui s'enfonce jusqu'au bois de l'hôte, comme Bowman l'avait déjà vu et figuré.

Une coupe transversale et médiane (fig. 64) présente beaucoup d'analogie avec celle d'un suçoir de *Lathræa clandestina*.

On y remarque un noyau d'où part une file d'éléments vasculaires; au-dessous de ce noyau un tissu plus clair ou tissu hyalin, et un parenchyme extérieur abondant.

Le sommet du noyau appartient au cylindre central de la racine-mère; on y peut reconnaître les différents éléments de cette racine. L'endoderme coiffe le sommet et s'étend latéralement en perdant peu à peu ses caractères. Les trachéides, noyés dans un parenchyme, forment au centre une sorte de lame qui se met en relation, vers le haut, avec le système vasculaire de la racine et vers le bas avec la file de trachéides. Cette dernière ne mérite pas le nom de plaque de trachéides, car elle s'étend peu dans le plan médian du suçoir. Elle n'est en réalité formée que de deux ou trois rangées vasculaires.

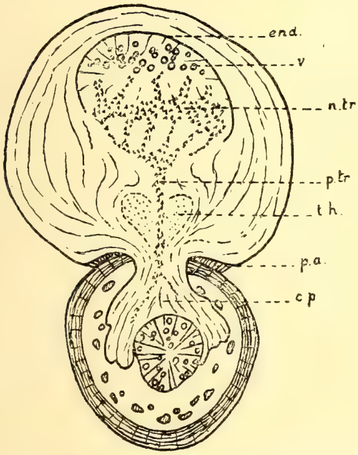


Fig. 64. — Suçoir de *Lat. squamaria* fixé sur jeune racine d'*Acer campestre* : *end*, endoderme ; *v*, vaisseaux ligneux de la racine mère ; *ntr*, noyau de trachéides ; *ptr*, plaque de trachéides ; *th*, tissu hyalin ; *pa*, papilles adhésives ; *cp*, cône de pénétration bifurqué. (Grossissement : 25 diamètres.)

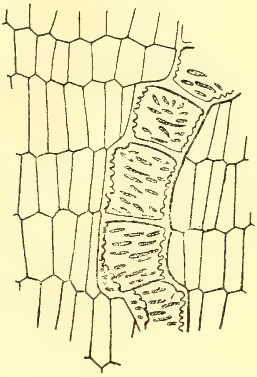


Fig. 65. — *Lat. squamaria.* Une file de trachéides avec le parenchyme voisin prise dans le cône de pénétration. (Grossissement : 140 diamètres.)

Les trachéides (fig. 65) sont des éléments courts, élargis, à parois latérales fortement lignifiées et épaissies. Ils proviennent manifestement d'éléments semblables aux éléments voisins, dont ils ont conservé la longueur. Dans leur voisinage, je n'ai pas observé de tubes criblés, et aucun auteur n'en a signalé.

Le tissu hyalin est constitué par un parenchyme à parois épaisses et dont les cellules se dissocient facilement (fig. 66). Heinricher a insisté sur cet épaississement et sur cette dissociation facile qu'il considère comme spécifique. En fait, ces particularités ne se rencontrent pas chez le *Lathræa clandestina.*

Dans le parenchyme cortical, on pourrait distinguer une zone profonde à éléments allongés parallèlement à la surface et une zone superficielle à grandes cellules isodiamétriques avec méats sans lacunes ; la délimitation de ces deux zones est toujours incertaine ; on passe insensiblement de l'une à l'autre.

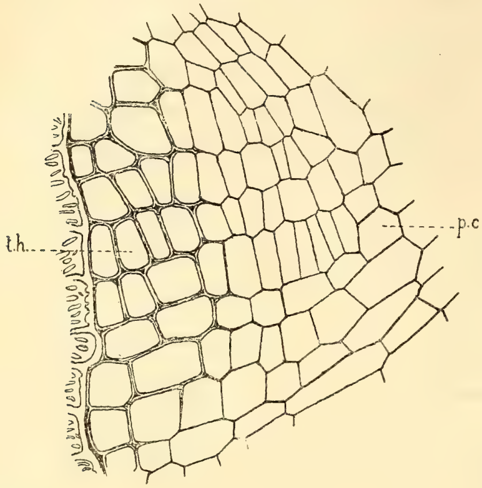


Fig. 66. — *Lat. squamaria.* Tissu hyalin en formation, *th*, avec parenchyme cortical, *pc*. (Grossissement : 185 diamètres.)

Une assise subéreuse s'étend sur toute la surface. L'assise pilifère ne s'observe que sur les jeunes suçoirs ; elle se détache par lambeaux.

Je n'ai jamais observé de replis préhenseurs, quel que soit le diamètre des racines-hôtes. Heinricher, qui ne les admet qu'accidentellement dans les suçoirs de *Lathræa clandestina*, signale également leur absence chez *Lathræa squamaria* ; c'est ce qui donne à l'ensemble du suçoir une apparence moins aplatie.

L'adhérence est assurée par les papilles adhésives toujours présentes et semblables à celles de *Lathræa clandestina.*

La pénétration dans l'hôte se fait par un trou sensiblement circulaire et non par une large fente. Le suçoir s'enfonce jusqu'au bois ; il s'étale à sa surface, se dirigeant quelquefois d'un seul côté, se bifurquant parfois. Il émet de larges proéminences dans le parenchyme cortical et dans le parenchyme libérien. Nulle part je n'ai vu une pointe avec trachéides pareille à un coin s'enfonçant dans le bois de l'hôte, comme le montre fréquemment le suçoir de *Lathræa clandestina.*

Une coupe tangentielle du suçoir (fig. 67 A) est sensiblement circulaire ; le nombre des trachéides, réduit à deux ou trois, est plus restreint que chez *Lathræa clandestina* ; la symétrie bilatérale est peu accusée.

Dans le cône de pénétration, la forme elliptique est plus manifeste (fig. 67 B); le nombre des trachéides est plus grand; la symétrie bilatérale est nette, et le plan de symétrie passe par l'axe de la racine-hôte. On observe des protubérances aux extrémités ; elles sont le point de départ des ramifications qui s'étaleront dans le parenchyme voisin ; elles ne sont pas déterminées par la présence de fibres ligneuses résistantes comme chez le *Lathræa clandestina.*

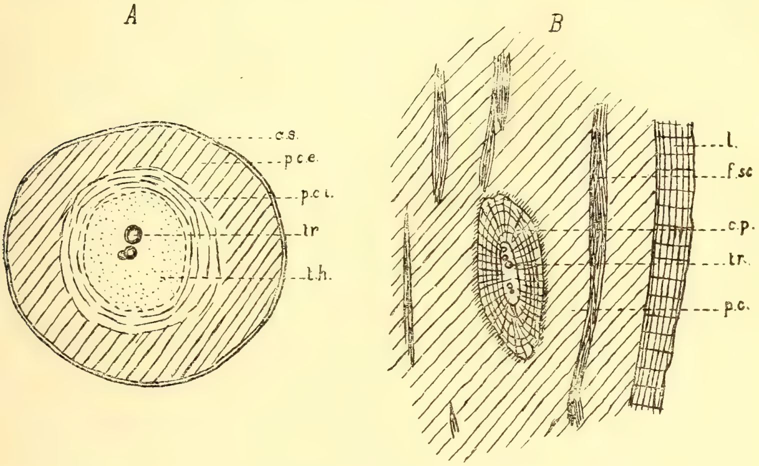


Fig. 67. — Coupe tangentielle d'un suçoir de *Lat. squamaria.* (Grossissement : 22 diamètres.)

A. Au niveau du tissu hyalin : *as*, assise subéreuse; *pce*, parenchyme cortical externe; *pci*, parenchyme cortical interne ; *th*, tissu hyalin ; *tr*, trachéides.

B. Au niveau du cône de pénétration : *l*, liège ; *pc*, parenchyme cortical ; *fsc*, fibres de sclérenchyme ; *cp*, cône de pénétration ; *tr*, trachéides.

III. Développement. — La première ébauche est un gonflement latéral de la racine recouvert de poils longs et nombreux qu'on peut distinguer à la loupe. Heinricher a figuré plusieurs stades du développement. C'est au parenchyme cortical que revient la part la plus importante; le noyau de trachéides provient seul du cylindre central. C'est ce que laisse deviner la figure 68 ; l'endoderme, ouvert, enserre par ses côtés le noyau de trachéides, et laisse en dehors le tissu hyalin et la masse principale du suçoir ; l'assise pilifère est incomplète; elle porte encore quelques poils. A l'extrémité, avec un plus fort grossissement (fig. 69), on remarque les cellules absorbantes en petit nombre; elles sont en relation par leur partie profonde avec les trachéides ; les poils adhésifs sont déjà couchés et aplatis. Cellules absorbantes et papilles adhésives ne forment qu'une seule et même assise ; elles ont une origine commune ; elles proviennent de l'assise pilifère, dont les éléments se sont adaptés à deux fonctions distinctes. Tout indique que ce suçoir avait déjà été en contact avec une racine étrangère ; son évolution est avancée; elle a été arrêtée vraisemblablement par suite de l'éloignement du support.

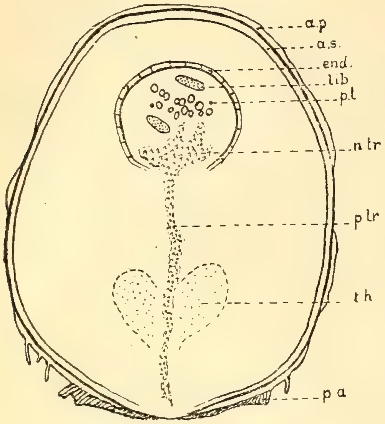


Fig. 68. — *Lat. squamaria.* Jeune suçoir qui s'est déjà trouvé en contact avec une racine-hôte : *ap*, assise pilifère en lambeaux ; *as*, assise subéreuse ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *pl*, pôles ligneux ; *ntr*, noyau de trachéides ; *ptr*, plaque de trachéides ; *th*, tissu hyalin ; *pa*, papilles adhésives. (Grossissement : 70 diamètres.)

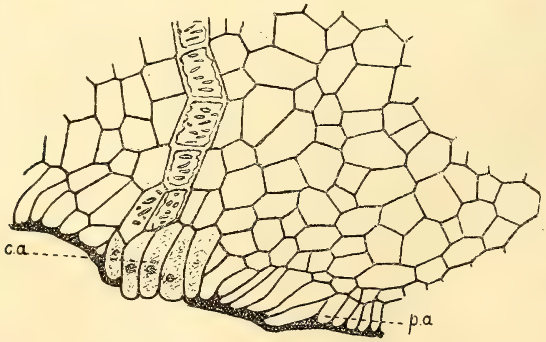


Fig. 69. — Extrémité du suçoir de la figure 68 : *ca*, cellules absorbantes ; *pa*, papilles adhésives. (Grossissement : 205 diamètres.)

D'après Massee (**57**), le développement est le résultat de quelque irritation apportée par le contact de l'hôte.

Comme celui de *Lathræa clandestina*, le suçoir se développe indifféremment vis-à-vis d'un pôle ligneux ou d'un pôle libérien. Si sa symétrie bilatérale est peu manifeste, le suçoir ne peut être considéré cependant comme une radicelle en raison de son origine exogène, de l'absence d'orientation sur la racine-mère et de sa structure où l'on ne distingue ni vaisseaux ligneux proprement dits, ni tubes criblés.

IV. Implantation dans l'hôte. — On a signalé la présence des suçoirs de *Lathræa squamaria* sur les plantes les plus diverses. Bowman (**4**) les a étudiés sur le Frêne. Massee (**57**) les a vus sur l'Orme, le Noisetier, le Hêtre et sur un buisson de Rhododendron. Heinricher (**32**) les a examinés sur l'Aune ; il les a vus sur le Pommier ; il cite, en outre, d'après divers auteurs, une dizaine de plantes parmi lesquelles se trouve le Lierre; plus tard (**37**), il rencontre des suçoirs sur *Picea excelsa* ; il a vu des cas d'auto-parasitisme sur les racines. Montel (**62**) indique le *Lathræa squamaria* sur le Tilleul. Rouy (**66**) ajoute à la liste des plantes parasitées le Chêne et le Châtaignier. Divers auteurs affirment que le *Lathræa squamaria* attaque la Vigne et la détruit.

Je n'ai étudié les suçoirs que sur racine d'*Acer campestre*. La haie vive, au pied de laquelle croissait le *Lathræa squamaria*, dans l'unique station où je l'ai observé, renfermait de nombreux arbustes dont j'ai donné ailleurs la liste (**9**). Je suis persuadé qu'en fouillant longuement j'aurais trouvé des suçoirs sur toutes les racines.

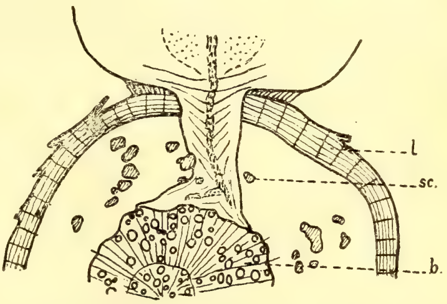


Fig. 70. — Suçoir de *Lat. squamaria* sur racine d'*Acer campestre* : *l*, liège ; *sc*, sclérenchyme dont un faisceau est encore inclus dans le cône de pénétration ; *b*, bois. (Grossissement : 25 diamètres.)

Je n'ai trouvé, dans la littérature, aucune indication concernant les plantes herbacées. Ce n'est vraisemblablement qu'une lacune, qui peut s'expliquer par le fait que les racines de *Lathræa squamaria* et leurs suçoirs sont grêles et blanchâtres et se distinguent difficilement des racines herbacées.

L'implantation est le résultat d'une action digestive. La digestion est rapide pour les parenchymes cellulosiques; elle est plus lente pour les tissus lignifiés. Le suçoir est souvent dévié par des îlots de sclérenchyme ; quelquefois des fibres lignifiées restent incluses dans le cône de pénétration (fig. 70 et 71). Heinricher a figuré des suçoirs arrêtés dans leur croissance par un anneau sclérenchymateux. Généralement le suçoir pénètre jusqu'au bois; il entame peu les parties périphériques de l'écorce; en revanche, il s'étale largement dans le parenchyme libérien et dans les parties internes de l'écorce ; il émet souvent, et dans toutes les directions, des ramifications parcourues par des files de trachéides et qui, au moins dans les petites racines à faible rayon de courbure, semblent se détacher du bois à leur extrémité (fig. 64).

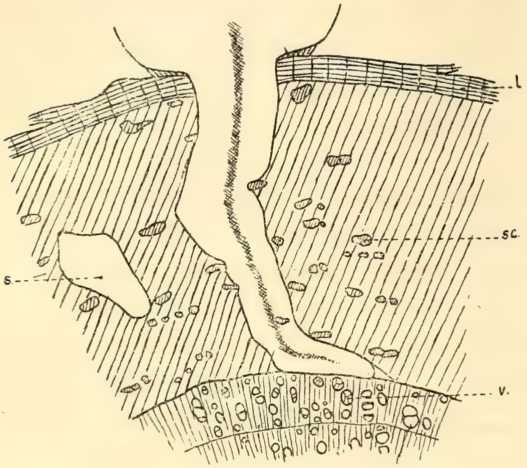


Fig. 71. — Suçoir de *Lat. squamaria* sur grosse racine d'*Acer campestre* : *l*, liège ; *sc*, sclérenchyme ; *v*, vaisseaux du bois avec thylles ; la coupe traverse un prolongement d'un suçoir voisin, *s*. (Grossissement : 15 diamètres.)

Heinricher insiste sur la forme dissociée de la pointe du cône de pénétration. Il décrit de longues cellules isolées qui s'enfoncent dans le bois, se dirigeant le plus souvent parallèlement à l'assise génératrice libéro-ligneuse, et transpercent les vaisseaux. Il illustre sa description de nombreuses figures

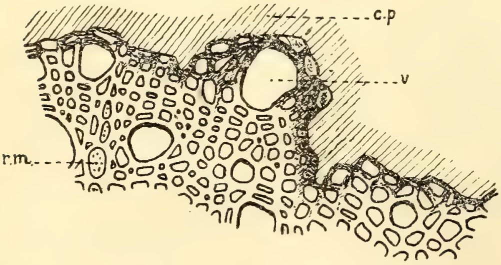


Fig. 72. — Surface du bois d'une racine d'*Acer campestre* corrodée par l'extrémité du cône de pénétration, *cp*, d'un suçoir de *Lat. squamaria*; *rm*, rayon médullaire ; *v*, vaisseaux. (Grossissement : 205 diamètres.)

et prévient le lecteur que ces cellules allongées et isolées peuvent se confondre avec les éléments avoisinants.

Je n'ai pas vu ces cellules perforantes. Ce que j'ai observé, c'est que le bois était corrodé, rongé sur toute la surface de contact (fig. 72). Les membranes lignifiées sont amincies au contact immédiat, détruites par places, et certains vaisseaux sont largement ouverts ; plus loin il y a seulement modification et gonflement des parois ligneuses, comme je l'ai signalé chez *Lathræa clandestina.*

Si je n'ai pas remarqué les éléments dissociés qui pénètrent dans le bois, j'ai observé une dissociation légère à l'extrémité des ramifications étalées dans le parenchyme libérien; les éléments terminaux étaient peu serrés et se développaient en directions divergentes (fig. 73) ; ils rappelaient les éléments terminaux des cônes de pénétration de *Lathræa clandestina* s'enfonçant dans une lacune, ou s'étendant dans un parenchyme mou. On ne peut donc considérer la forme dissociée comme un caractère distinctif des deux espèces de *Lathræa* ; elle peut s'observer chez l'une et l'autre espèce. Tout au plus, peut-on dire que la tendance à la dissociation est plus marquée chez le *Lathræa squamaria*, et que dans cette dernière espèce les suçoirs peuvent émettre des prolongements isolés à l'intérieur du tissu ligneux de l'hôte, comme l'a vu Heinricher.

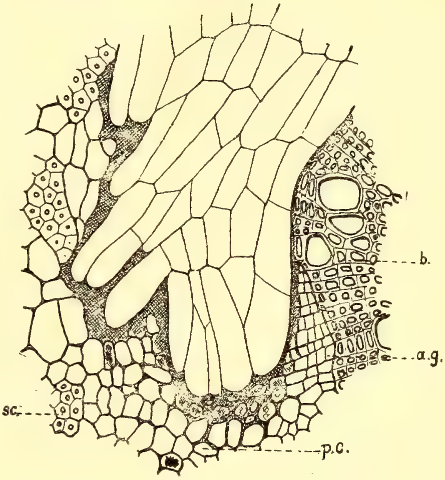


Fig. 73. — *Lat. squamaria.* Une extrémité d'un cône de pénétration dans une racine d'*Acer campestre*; elle s'étale dans les parenchymes libérien et cortical : *b*, bois ; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *pc*, parenchyme cortical ; *sc*, sclérenchyme. (Grossissement : 185 diamètres.)

En résumé, chez *Lathræa squamaria*, le cône de pénétration n'a pas la forme en coin si fréquente chez le *Lathræa clandestina.* Je l'ai toujours vu s'étaler à la surface du bois et sur toutes les figures de Heinricher on peut faire la même constatation.

On ne pourrait considérer cependant ce caractère comme typique qu'après examen de l'implantation du *Lathræa squamaria* sur un grand nombre d'hôtes.

V. Nutrition. — Le suçoir détruit sur son passage tous les tissus qu'il rencontre et s'assimile les éléments de la décomposition. Tous les auteurs admettent une action diastasique ; des substances émises par les cellules absorbantes désorganiseraient les tissus et rendraient absorbables et assimilables le contenu cellulaire et les membranes.

Sans rechercher les diastases agissantes, on peut observer, dans un parenchyme cellulosique, à la pointe d'un suçoir en voie de croissance, une matière jaune brun amorphe comme chez le *Lathræa clandestina.* Elle imprègne les parois des cellules voisines déjà déformées ; elle remplace quelquefois le contenu cellulaire; elle se rencontre dans les méats élargis (fig. 73); elle fixe, quoique légèrement, les colorants de la lignine, dont elle n'est vraisemblablement qu'une variété. Les éléments ligneux subissent, mais plus lentement, la même désorganisation.

Après son implantation, le suçoir continue à se nourrir aux dépens de son hôte. Il puise la sève brute dans les vaisseaux du bois, soit par osmose lorsque le contact n'est pas immédiat, soit directement lorsque les vaisseaux sont ouverts ou perforés par les cellules qui s'enfoncent dans la profondeur.

Sur les côtés du cône de pénétration, l'altération des tissus de l'hôte est faible ; elle ne s'étend qu'à une ou deux assises cellulaires au plus.

L'amidon n'est pas digéré non plus sur une grande profondeur. Dans une grosse racine d'*Acer campestre*, il était abondant dans l'écorce externe et dans les rayons médullaires. Au voisinage du suçoir, il n'avait disparu que dans deux ou trois assises cellulaires ; partout ailleurs il s'était maintenu avec son abondance ordinaire. Les autres éléments figurés ne semblent pas altérés à distance; dans la figure 73, on peut remarquer un cristal d'oxalate de chaux qui a conservé sa forme primitive non loin du suçoir. L'action à distance est donc beaucoup plus faible que chez *Lathræa clandestina.*

Les substances puisées dans l'hôte sont dirigées vers la partie supérieure du suçoir et de là dans toute la plante. La sève brute passe par les trachéides, dont le petit nombre, pour un même suçoir, semble indiquer qu'elle est puisée en moindre quantité que chez le *Lathræa clandestina.* Les autres aliments sont mis partiellement en réserve. J'ai récolté mes échantillons en mai ; j'y ai toujours rencontré de petits grains d'amidon au sommet et sur les parties latérales du suçoir dans l'écorce externe. Heinricher signale l'absence d'une quantité importante d'amidon ; il n'en a pas vu en mars, et très peu en avril et novembre ; il a indiqué en revanche la présence de leucoplastes dans l'écorce externe. Dans les racines et rhizomes, la quantité d'amidon varie avec les périodes de végétation. Schnetzler (**70**) l'a vu fort abondant en avril et disparaître en mai. Dans le suçoir, elle doit varier également avec l'époque et, comme je l'ai montré chez *Lathræa clandestina*, avec son importance chez l'hôte au point attaqué.

Heinricher (**32**) a signalé, dans le tissu hyalin, des substances albumineuses, qui, vraisemblablement, constituent une matière de réserve.

Le *Lathræa squamaria* peut-il s'alimenter, au moins partiellement, en digérant des matières déjà en décomposition? Je n'ai vu aucun suçoir installé sur un organe mort, et je n'ai trouvé dans la littérature aucune indication de cette nature. Cependant, certains auteurs ont admis, *a priori*, une vie saprophytique. Massee (**57**) a décrit un rhizome écailleux, à demi enseveli dans une grosse racine morte d'Orme; il n'a remarqué aucune trace de racine ni de suçoir sur ce rhizome ; il pense que le parasite peut se nourrir des matières en décomposition au moyen de ses écailles. C'est là une autre question que j'aurai à envisager plus loin.

Tout ce que l'on peut affirmer, c'est que le *Lathræa squamaria*, comme le *Lathræa clandestina*, se nourrit aux dépens de son hôte par les procédés déjà décrits ; qu'il peut mettre en réserve, dans son suçoir, une partie des éléments puisés, avec cette différence qu'il paraît plus modeste en ses besoins.

VI. Réaction de l'hôte. — *Durée du suçoir. Dégâts produits.* — Bowman (4) a signalé et figuré *some minute scars*, petites cicatrices sur les racines atteintes. J'ai vu des racines qui en paraissaient criblées, comme si elles avaient reçu autant de coups d'épingle.

Bowman a vu la partie atteinte entourée par une ligne colorée, et il ajoute : *probably a new layer of liber formed by the renovating power of Nature to check the progress of the morbid action.* Une coupe transversale et médiane à travers une cicatrice (fig. 74) montre une couche de liège, et non de liber, en continuité avec le liège externe ; elle isole les débris du suçoir et la zone altérée de la partie saine de l'hôte. Mais ce liège apparaît tardivement, il ne peut constituer une protection bien efficace ; c'est plutôt une simple cicatrisation qu'une véritable réaction. Bowman n'a pas signalé la présence de thylles dans les vaisseaux du bois au voisinage du suçoir ; Heinricher l'a notée ; elle est fréquente. C'est encore une réaction qui ne peut s'opposer aux progrès de l'action morbide, car souvent ces thylles sont transformés en une matière brune, amorphe, indice de leur digestion par le parasite.

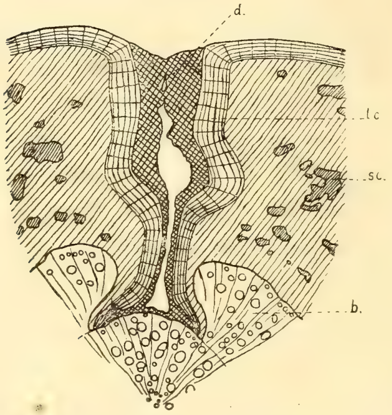


Fig. 74. — Cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. squamaria* sur racine d'*Acer campestre* : *d*, débris du suçoir ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois dont une couche annuelle s'est formée après fixation du suçoir. (Grossissement : 17 diamètres.)

La cicatrisation s'accompagne d'une régénération. La partie altérée et les débris du suçoir sont refoulés peu à peu vers l'extérieur. Les bourrelets cicatriciels s'affrontent au bout de peu de temps, car la fente est toujours étroite ; la partie profonde du suçoir est isolée ; elle persistera sous forme d'une masse brune bientôt recouverte par de nouvelles couches ligneuses.

Des coupes transversales, quelquefois très éloignées du point de pénétration, montrent encore des traces du suçoir (fig. 71 et 75). Dans cette dernière figure, le liège cicatriciel s'étend fort loin de la masse centrale; il forme des îlots entourant des paquets de fibres sclérenchymateuses, sans qu'on puisse reconnaître, à leur intérieur, et avec certitude, des débris du suçoir.

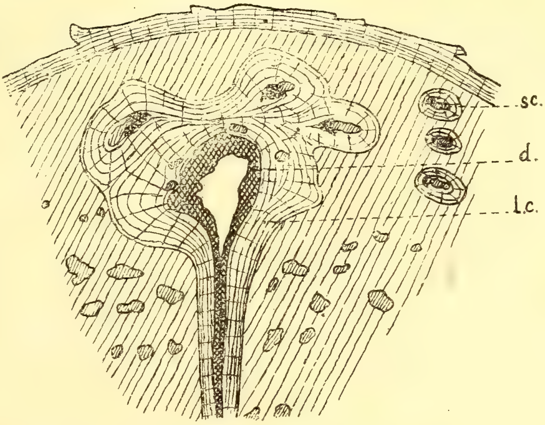


Fig. 75. — *Lat. squamaria.* Reste d'un suçoir fixé sur une grosse racine d'*Acer campestre.* (Grossissement : 17 diamètres.) Cette coupe, qui ne passe pas par le point de pénétration du suçoir et qui ne s'étend pas jusqu'à la région ligneuse, montre par le liège cicatriciel, *lc*, les nombreuses digitations émises par le suçoir dans la zone corticale ; *d*, débris du suçoir laissant des traces autour de certains faisceaux de sclérenchyme, *sc*.

Bowman pense que les suçoirs sont renouvelés annuellement. Ce n'est pas l'avis de Pitra ; il en a vu qui avaient au moins deux ans d'après les couches ligneuses formées après la fixation. Kerner et Wettstein (**43**) disent que les organes de succion apparaissent au printemps et meurent quand le feuillage tombe. Sur la racine, dont la figure 74 représente la coupe, une nouvelle couche ligneuse s'était formée après l'implantation ; mais il s'agit d'une cicatrice laissée par un suçoir détaché ; il est donc difficile de fixer la durée d'action. La forme de la nouvelle couche ligneuse entourant la pointe du suçoir nous montre encore que l'action du parasite n'a eu qu'une faible extension. Les suçoirs ne tombent pas à des époques déterminées ; leur durée est très variable comme celle des suçoirs de *Lathræa clandestina*. La chute ne résulte pas d'une réaction de l'hôte; elle n'est pas due non plus à la mort de celui-ci ; elle résulte vraisemblablement de conditions très variables de la nutrition.

Heinricher pense que le *Lathræa squamaria* a une action nuisible sur l'Aune qui lui sert d'hôte. Il rappelle que Massee a déterré une souche qui pesait plus de 6 livres, et il suppose que la taille importante du parasite et les milliers de suçoirs produits le rendent plus nuisible qu'on ne serait tenté de le croire. Toutefois il reconnaît que le *Lathræa squamaria* serait moins dangereux que le *Lathræa clandestina.* A différentes reprises, dans le canton de Zurich, on a signalé les dégâts produits sur la Vigne par le *Lathræa squamaria*; dans cette région, les paysans lui avaient donné le nom de « böse Blüthe ». Viala (**77**) rapporte les observations de V. Pérusset sur le vignoble génevois, où la mauvaise fleur aurait apparu. Le D^r^ H. Faes (**19**) a vu des Vignes atteintes sur les bords du lac de Bienne à Neuveville; pour lui les ceps atteints forment des taches rappelant l'aspect des cuvettes phylloxériques; les Vignes souffrent sérieusement et ne donnent que de faibles pousses.

Là où j'ai observé le *Lathræa squamaria*, les arbustes atteints ne se distinguaient en rien des arbustes voisins. Les dégâts ne doivent être notables que dans les cultures, dans les sols labourés et aérés. Dans les terres incultes, la végétation du *Lathræa squamaria* est trop lente pour nuire sensiblement aux plantes voisines ; on n'a rien à redouter de sa présence dans les prairies naturelles ou dans les taillis. Lorsqu'il a été accidentellement transporté dans un terrain cultivé, son développement est plus rapide, et il peut provoquer un affaiblissement de son hôte ; mais on peut lutter efficacement en arrachant soigneusement à chaque labour les rameaux mis à nu et en procédant à des sarclages fréquents. Il n'est point nécessaire d'avoir recours à la chaux ou au sulfure de carbone, comme on l'a fait ; la réputation de « mauvaise fleur » est certes exagérée. Les graines à évolution lente, les petits fragments qui persistent à l'arrachage ne sont guère redoutables.

C. — Conclusions.

Les suçoirs sont des renflements latéraux des racines ; relativement gros et jaunâtres chez *Lathræa clandestina*, ils sont plus petits et blanchâtres chez *Lathræa squamaria.*

Ils s'enfoncent dans l'écorce de l'hôte et pénètrent normalement jusqu'au bois.

L'adhérence est assurée par des papilles, productions de l'assise pilifère adaptées au rôle fixateur ; elle est généralement renforcée par la formation de replis préhenseurs chez *Lathræa clandestina.*

Le cône de pénétration provoque une large échancrure ; il se termine généralement en pointe et exceptionnellement prend la forme en pinceau chez *Lathræa clandestina* ; il pénètre par un trou presque circulaire, s'élargit, se ramifie dans la profondeur, et ses derniers éléments se dissocient plus ou moins chez *Lathræa squamaria.*

Les organes conducteurs sont constitués uniquement par des trachéides disposés dans un plan qui détermine le plan de symétrie de l'organe et qui passe généralement par l'axe de la racine-hôte ; ils vont du sommet du cône jusqu'aux vaisseaux de la racine-mère. Il n'y a pas de tubes criblés.

Une zone claire entourant les trachéides occupe le centre du parenchyme.

Le développement est provoqué par le contact d'un corps étranger ; il n'est pas dû à l'action inhibitrice d'un organe vivant. La zone irritable est limitée à la région pilifère.

Les suçoirs ont une origine exogène. Ils sont le résultat d'un gonflement du tissu cortical de la racine-mère, suivi d'un faible développement du cylindre central. Ils n'ont pas d'orientation définie sur la racine-mère. A aucun moment de leur développement, ils ne présentent un tissu comparable à une coiffe. Ce ne sont pas des racines modifiées.

Ils peuvent se fixer sur tous les organes souterrains et vivants des végétaux vasculaires, quelquefois sur des organes morts et même sur des corps inertes.

Leur implantation se fait par digestion des tissus traversés.

Chez le *Lathræa clandestina*, ils recherchent particulièrement les vaisseaux conducteurs de sève brute qu'ils perforent ou avec lesquels ils se mettent en contact ; ils ne paraissent pas attirés par les tubes criblés ou le parenchyme libérien. Chez le *Lathræa squamaria*, tout en recherchant la sève brute, ils se développent plus largement dans le parenchyme libérien et cortical, sans marquer une préférence spéciale pour les tubes criblés.

Les suçoirs puisent dans l'hôte et fournissent au parasite tous les éléments constitutifs de ce dernier. L'alimentation en eau et en sels minéraux est assurée par la sève brute dérivée de l'hôte. Les matières azotées et hydrocarbonées sont fournies, en partie, par les tissus de l'hôte détruits lors de la pénétration. Après fixation, les suçoirs continuent à exercer une action digestive sur les tissus voisins ; ils digèrent et absorbent partiellement les contenus cellulaires et les membranes ; ils solubilisent et absorbent particulièrement l'amidon, qui peut se rencontrer dans la zone d'action. Ils ne recherchent cependant pas les organes riches en amidon ou les régions particulièrement amylifères de ces organes ; mais ils trouvent toujours, dans les uns ou les autres des nombreux organes attaqués, l'amidon que des végétaux souterrains et sans chlorophylle, comme les *Lathræa*, ne peuvent élaborer aux dépens du gaz carbonique de l'air. Les glucosides, les produits de sécrétion ou d'excrétion, sans nuire à leur développement, ne sont pas altérés dans la zone d'action. Cette zone est très étendue chez le *Lathræa clandestina* ; elle est plus restreinte chez le *Lathræa squamaria*.

Les suçoirs se détachent au bout d'un temps variable ; ils peuvent durer plusieurs années.

Les réactions de l'hôte, formation de thylles dans les vaisseaux, apparition de liège dans l'écorce, sont peu efficaces.

Le détachement du suçoir est causé par la diminution de vitalité de ses propres tissus, plutôt que par une réaction de l'hôte ou par la mort de l'organe attaqué.

Il y a toujours formation d'une assise de régénération, qui isole la partie atteinte de la partie saine ; c'est elle qui fournit le liège cicatriciel ; par sa partie profonde, elle régénère les tissus détruits.

Dans les conditions normales, le développement lent du parasite n'altère pas sensiblement la vitalité des plantes hospitalières, qui, généralement, sont des végétaux de haute taille à système radiculaire abondant. Dans des conditions spéciales, certains végétaux attaqués peuvent dépérir.

CHAPITRE IV

LES ÉCAILLES ET LEURS FONCTIONS

I. Historique. — L'étude des écailles a fait l'objet de nombreux travaux.

Meyen (**59-60**) décrit les cavités sinueuses chez le *Lathræa squamaria* et les glandes pédicellées qui les tapissent ; il note une sécrétion de carbonate de chaux.

Bowman (**4**) cherche, par exposition à la lumière, à développer la matière verte dans les écailles de *Lathræa squamaria*; il ne réussit pas. Il montre la communication des chambres avec l'extérieur ; il décrit les glandes pédicellées, qu'il considère comme des organes absorbants ; il n'observe aucun pore dans l'épiderme.

Pour Duchartre (**17**), les chambres de *Lathræa clandestina*, au nombre de dix-sept à dix-neuf, ne sont pas en communication avec l'extérieur. L'épiderme porte des stomates dont il suit le développement. Dans le parenchyme il distingue : une partie externe à grandes cellules, nombreuses lacunes, et nombreux grains d'amidon; un tissu jaune à éléments plus petits formant les parois des chambres. Pour lui, comme pour Bowman, les chambres renferment de l'air. Il assimile les glandes pédicellées à des stomates servant aux échanges gazeux. Il signale et décrit les glandes en bouclier.

Stenzel (**74**) recherche vainement les sécrétions calcaires chez *Lathræa squamaria*. Il observe et note la communication des chambres avec l'extérieur. Il s'étend longuement sur le développement de la feuille ; il montre que les cavités ne sont pas le résultat d'une destruction, qu'elles sont déterminées par un reploiement de toute la face supérieure, que la face inférieure est représentée par la surface interne du vestibule et des chambres; le bord libre n'est pas le bord vrai de la feuille; celui-ci est formé par le bord de la lamelle qui recouvre le vestibule.

Krause (**44**), dans son étude de *Lathræa squamaria*, signale la présence de stomates en relief sur l'épiderme des feuilles ; il en fixe le nombre par unité de surface et affirme les avoir vus toujours ouverts. Pour lui, les chambres sont en nombre impair ; les derniers vaisseaux s'évanouissent dans la couche de petites cellules. Il décrit les glandes en bouclier, signale la présence de carbonate de chaux et affirme que cette plante n'est pas insectivore.

Gilburt (**23**), toujours chez *Lathræa squamaria*, décrit les deux espèces de glandes et considère les glandes pédicellées comme sécrétrices et absorbantes.

Schnetzler (**70**), dans une courte communication, tient à signaler la présence de chlorophylle chez le *Lathræa squamaria.*

Pour Kerner et Wettstein (**43**), le *Lathræa squamaria* est une plante insectivore. Les glandes pédicellées et les glandes en bouclier donnent naissance à des filaments plasmatiques qui s'allongent au contact des petits animaux, se collent à eux, immobilisent les plus petits et coupent le chemin de retour aux plus gros. Les glandes en bouclier jouent surtout un rôle absorbant en raison de leurs relations avec les vaisseaux.

Massee (**57**) émet l'hypothèse que le *Lathræa squamaria* prend une grande partie de sa nourriture dans l'humus ; les glandes pédicellées sécréteraient un liquide acide qui transformerait les particules organiques ; il y aurait absorption par les glandes en bouclier. Il signale l'apparence velue des glandes pédicellées.

Scherffel (**69**) a vu les filaments, non seulement sur les glandes, mais encore sur les autres cellules de l'épiderme et sur les corps étrangers voisins ; il contredit les données de Kerner et de Wettstein. D'après lui, les filaments sont de nature bactérienne, et il suppose que les Bactéries vivent en symbiose avec le *Lathræa squamaria.*

Jost (**42**) a vu aussi les filaments émis par les glandes. Il les considère comme des corps inertes, vraisemblablement de nature cireuse. Il n'admet pas la sécrétion acide, et pour lui le rougissement du tournesol est dû au suc cellulaire.

Hovelacque (**39**) étudie surtout la nervation, la structure et le développement ; il confirme les observations de Stenzel concernant le reploiement de la feuille. Il décrit les glandes, qui lui paraissent « plutôt des organes sécréteurs, voire même excréteurs, que des organes absorbants ».

Heinricher (**29**), dans une courte notice, signale la présence de stomates sur les organes aériens de *Lathræa squamaria* et leur absence sur les mêmes organes chez *Lathræa clandestina.*

Pour Göbel (**24-25**), le reploiement de la feuille est un cas de « rétrécissement de la surface » ; il facilite l'avance dans le sol, et les ouvertures des glandes, toujours situées à l'intérieur des chambres, ne peuvent être obstruées par les parcelles de terre. Comparant les glandes en bouclier de *Tozzia* et celles de *Lathræa*, il conclut que les unes et les autres doivent favoriser la sortie de l'eau; ce sont des organes de transpiration ou mieux de sudation. Les glandes pédicellées ont la structure de glandes sécrétrices ; le mode de sécrétion et le rôle en sont inconnus, de même que ceux des poils glandulaires de beaucoup d'autres plantes.

Malgré ces nombreux travaux, relatifs pour la plupart au *Lathræa squamaria*, le sujet n'est pas épuisé. Si, au point de vue de la structure et du développement, il reste peu de chose à ajouter, le rôle de l'écaille et de ses glandes reste toujours hypothétique. Les observations que j'ai pu faire et les expériences qu'elles m'ont suggérées contribueront, je l'espère, à éclaircir la question.

Je rappellerai l'aspect extérieur de l'écaille, la structure anatomique en insistant sur les particularités propres à faire comprendre le rôle.

II. Aspect extérieur. — Les écailles sont opposées et alternent d'un verticille à l'autre.

Sur certains rameaux, les entre-nœuds sont courts, et les écailles, serrées les unes contre les autres, se recouvrent comme les tuiles d'un toit; sur d'autres, les entre-nœuds sont assez étendus, et les écailles s'appliquent contre la tige. Le sommet apparent se recourbe légèrement vers l'extérieur chez *Lathræa squamaria.* Cette particularité ne se présente pas chez *Lathræa clandestina.*

Elles sont sessiles, cordiformes, quelquefois déformées par le contact avec des corps étrangers, tels que cailloux et grosses racines. Leur sommet est pointu chez *Lathræa squamaria*, plus arrondi chez *Lathræa clandestina.*

Elles peuvent atteindre 1 centimètre de largeur et, dans les terres labourées, jusqu'à 15 millimètres ; chez le *Lathræa squamaria*, elles sont généralement plus petites.

Elles sont épaisses, charnues, et par là se distinguent des véritables écailles ; ce ne sont pas des organes foliacés atrophiés ; elles doivent jouer un rôle important dans l'économie du végétal, comme l'a déjà fait remarquer Duchartre. Elles sont fermes et résistantes chez le *Lathræa squamaria*, plus molles chez le *Lathræa clandestina* ; ce caractère, déjà signalé dans la racine, s'applique également au rhizome.

Elles sont blanchâtres. Chez le *Lathræa clandestina*, elles jaunissent peu à peu, se désorganisent et tombent, laissant une cicatrice brune et mettant à découvert le bourgeon axillaire ; leur durée ne semble pas aller au delà d'une année ; tous les rameaux que j'ai déterrés en septembre étaient dépouillés des écailles normales ; seules persistaient les écailles incomplètement développées au voisinage des sommets végétatifs ; la végétation semble ralentie à cette époque ; c'est la période propice au bouturage. Chez le *Lathræa squamaria*, elles sont plus persistantes et durent au moins deux ans ; elles brunissent et se désagrègent sur place en même temps que le rameau qui les porte.

Elles ne présentent pas de chlorophylle et sont incapables d'en acquérir par exposition à la lumière. Bowman a déjà signalé ce fait chez *Lathræa squamaria* ; il avait exposé des rameaux à la lumière du 20 novembre au milieu de janvier et n'avait observé aucun verdissement. J'ai vu des rhizomes écailleux de *Lathræa clandestina* se dresser à la surface du sol au bord d'une rivière. Ils s'étaient développés sous l'eau ou avaient été mis à découvert par affouillement de la rive ; la baisse des eaux les avait laissés à l'air. Les écailles étaient petites, minces ; leur sommet acuminé était arqué extérieurement ; les chambres intérieures étaient peu nombreuses. Elles avaient une teinte verte, mais il était facile de reconnaître que cette couleur était due exclusivement à des Algues unicellulaires ou filamenteuses, qui formaient croûte à la surface. Dans un ruisseau, j'ai observé des rhizomes de *Lathræa clandestina* qui s'étaient trouvés mis à la lumière sous une mince couche d'eau ; ils ne présentaient également aucune trace de chlorophylle. Ces observations contredisent l'opinion de Schnetzler.

Les chambres peuvent s'observer par transparence. Elles dessinent des lignes sombres plus ou moins ondulées et rayonnant à partir de la base (fig. 76). Elles sont au nombre de quinze à vingt chez le *Lathræa clandestina*, et d'une dizaine seulement chez le *Lathræa squamaria*. Elles débouchent dans une sorte de vestibule dont l'ouverture, en forme d'arc, est visible sur la face inférieure et dans la région basilaire. Ce vestibule et les chambres qui en dépendent proviennent d'un reploiement de la feuille vers l'extérieur. La face supérieure est devenue toute la surface externe ; la face inférieure forme la surface interne.

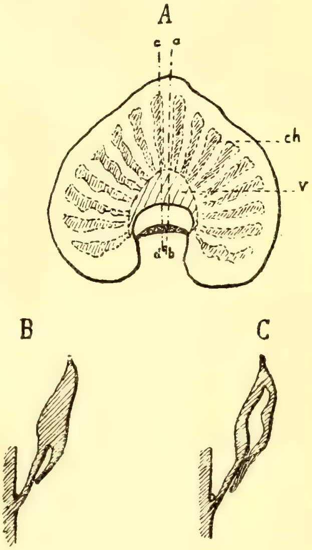


Fig. 76. — *Lat. clandestina.* Écaille. (Grossissement : 3 diamètres.) — A. Vue par la face inférieure ; *v*, vestibule ; *ch*, chambres visibles par transparence. B. coupe suivant *ab*. C. Coupe suivant *cd*.

III. Structure. — La surface externe est recouverte d'un *épiderme* qui originellement est l'épiderme de la face supérieure. Vues de face, les parois cellulaires sont légèrement ondulées (fig. 77). En coupe, les cellules épidermiques sont aplaties; leurs parois sont minces et très légèrement cutinisées vers l'extérieur (fig. 77).

Chez *Lathræa clandestina*, les *stomates* sont facilement reconnaissables et relativement nombreux ; j'en ai compté jusqu'à trente au millimètre carré. Les cellules stomatiques sont petites, leur contenu est granuleux. Elles forment saillie à la surface et paraissent poussées vers l'extérieur par la pression des cellules voisines ; ces dernières, dans une vue de face, ont une disposition rayonnante, et leurs bords libres vers la chambre sous-stomatique s'aperçoivent par transparence au travers des cellules stomatiques.

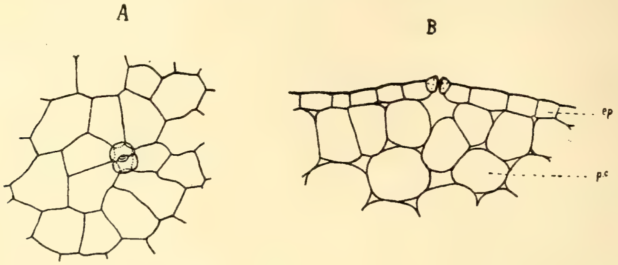


Fig. 77. — *Lat. clandestina.* Épiderme externe d'une écaille avec stomate. (Grossissement : 140 diamètres.) — A. Vue de face. B. Coupe transversale : *ep*, épiderme ; *pc*, parenchyme à grandes cellules.

L'ostiole est étroit et ovale ; il apparaît au fond d'un entonnoir dont les bords cutinisés se teignent vivement par le soudan (fig. 78). Il est normalement ouvert ; parfois il est obstrué par des particules terreuses. Exceptionnellement les cellules stomatiques sont aplaties et l'ostiole est fermé. Cette fermeture est causée par une déformation de l'ensemble, résultant vraisemblablement de la pression des éléments voisins, et non par une action de l'humidité ambiante sur les parois. Je suppose que c'est le prélude de la chute des cellules stomatiques ; j'ai observé assez fréquemment des chambres sous-stomatiques largement ouvertes dont les cellules stomatiques avaient été rejetées.

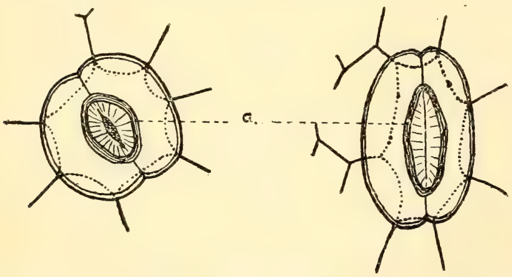


Fig. 78. — *Lat. clandestina.* Deux stomates, vus par la face externe, celui de gauche avec ostiole, celui de droite avec ouverture close. (Grossissement : 650 diamètres.) *a.* Anneau subérisé.

Plusieurs auteurs ont nié l'existence de stomates sur les écailles souterraines de *Lathræa squamaria.* Seul, ou à peu près, Krause les a vus et décrits ; pour lui ils sont toujours en relief, toujours ouverts et assez nombreux (douze à dix-sept au millimètre carré) ; les cellules voisines, au nombre de quatre à huit, ont une disposition rayonnante. Pour ma part, je n'ai rencontré que de très rares stomates chez *Lathræa squamaria.* L'un d'eux, vu de face (fig. 79), montrait un large cercle fortement cutinisé qui constituait les bords de l'entonnoir ; l'ostiole était rétréci et presque fermé. J'ai vu plus fréquemment des pores dans l'épiderme qui rappelaient par leur forme une ouverture sous-stomatique (fig. 79). Les cellules, au nombre de six à huit, ont une disposition rayonnante autour de cette ouverture ; les bords libres sont revêtus d'une matière subéreuse. Il s'agit probablement de stomates dont les cellules stomatiques ont disparu ; et ceci expliquerait comment les stomates vrais ont pu échapper à l'observation.

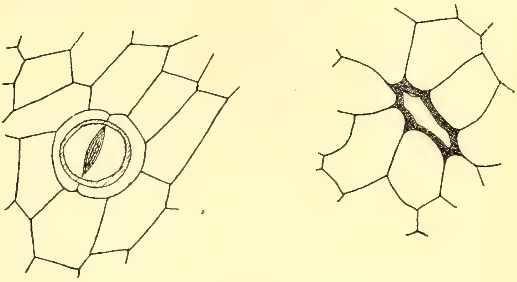


Fig. 79. — *Lat. squamaria.* Un stomate à gauche ; à droite une ouverture sous-stomatique dont les cellules stomatiques ont disparu. (Grossissement : 330 diamètres.)

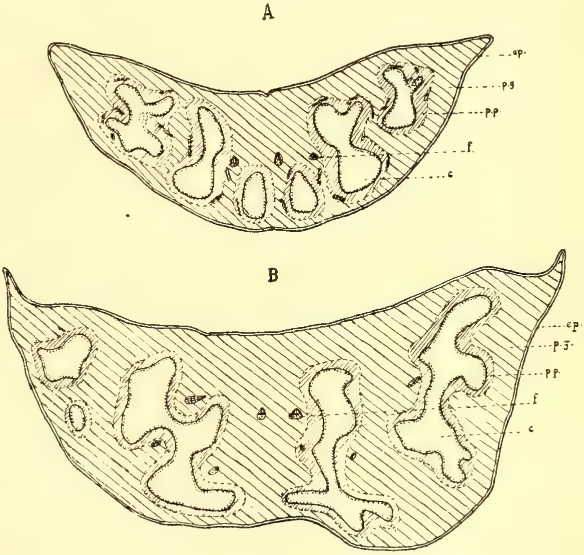


Fig. 80. — Coupe transversale et médiane. A. D'une écaille de *Lat. clandestina.* B. D'une écaille de *Lat. squamaria* : *ep*, épiderme ; *pg*, parenchyme à grandes cellules ; *pp*, parenchyme à petites cellules ; *c*, chambres, les glandes pédicellées sont représentées par des points ; *f*, faisceaux libéro-ligneux. (Grossissement : 10 diamètres.)

L'épiderme interne tapisse les parois du vestibule et l'intérieur des chambres. Il ne présente jamais de stomates ; les parois cellulaires sont minces, et la plupart des cellules donnent naissance à des formations glandulaires.

Dans une coupe transversale pratiquée dans la région médiane, les chambres apparaissent avec un contour sinueux et irrégulier (fig. 80). Les faisceaux vasculaires, coupés les uns transversalement, les autres obliquement, montrent un grand nombre de ramifications. Le parenchyme, dont l'épaisseur est très variable suivant la région considérée, présente toujours deux couches bien distinctes. Une couche de quelques assises cellulaires borde le pourtour de toutes les chambres ; elle correspond au parenchyme de la face inférieure ; les cellules sont petites, serrées les unes contre les autres, ne laissant entre elles que quelques méats ; c'est le tissu jaune de Duchartre. Tout le reste, correspondant au parenchyme de la face supérieure, est formé de grands éléments polyédriques, lâches, avec nombreuses lacunes, particulièrement chez le *Lathræa clandestina*, et très riches en grains d'amidon volumineux (fig. 81).

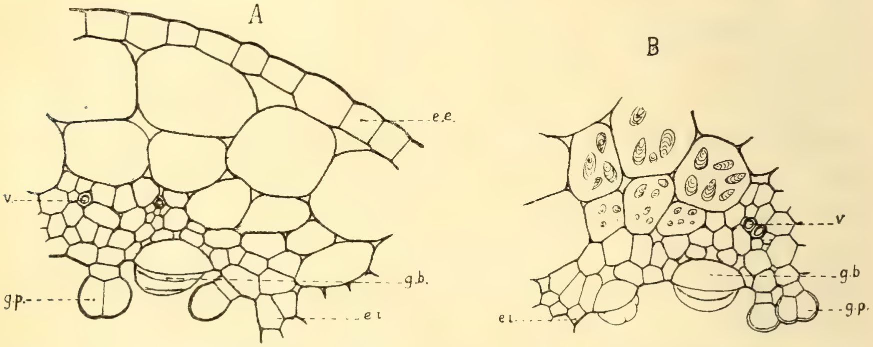


Fig. 81. — Parois des chambres foliaires. A. *Lat. clandestina*. B. *Lat. squamaria* : *ee*, épiderme externe ; *ei*, épiderme interne ; *gp*, glandes pédicellées ; *gb*, glandes en bouclier ; *v*, vaisseaux spiralo-annelés. (Grossissement : 185 diamètres.)

IV. Glandes. — L'intérieur des chambres présente des glandes si nombreuses que les parois en sont presque recouvertes (fig. 82). Ces glandes sont de deux sortes. Les unes sont formées d'une cellule-pédicelle supportant généralement quatre autres cellules disposées en croix; ce sont les glandes *pédicellées* ou *stipitées*; dans les autres, les quatre cellules terminales sont allongées, disposées parallèlement, et reposent sur une cellule plus grande de forme elliptique : ce sont les *glandes sessiles* ou *glandes en bouclier.*

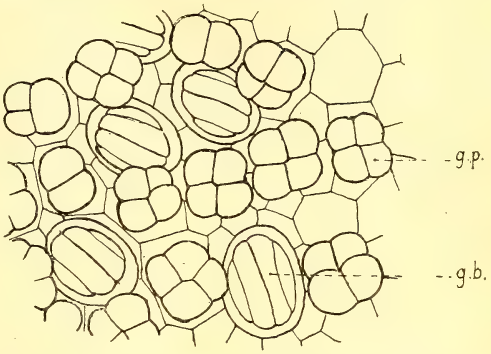


Fig. 82. — *Lat. clandestina.* Épiderme glandulaire vu de face : *gp*, glandes pédicellées ; *gb*, glandes en bouclier. (Grossissement : 205 diamètres.)

Les glandes pédicellées font saillie à l'intérieur des chambres. Elles proviennent d'une cellule épidermique (fig. 83), qui s'allonge vers l'extérieur en même temps que la membrane s'épaissit au sommet ; une première division transversale isole une cellule terminale et une cellule basale. La cellule terminale se renfle, subit une première division longitudinale, qui peut être suivie d'une seconde division en croix avec la première ; cette seconde division apparaît dans les deux cellules, et quelquefois dans une seule ; le sommet, vu de face, présente donc deux, trois ou quatre cellules suivant l'état d'évolution. La cellule basale se divise transversalement et donne naissance à la cellule-pédicelle ; la cellule profonde reste généralement simple ; exceptionnellement elle subit une division perpendiculaire à la surface et, dans ce cas, la cellule-pédicelle semble reposer sur deux cellules épidermiques.

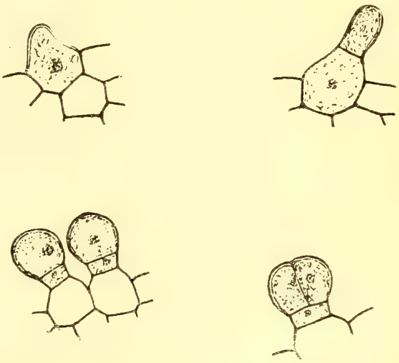


Fig. 83. — *Lat. clandestina.* Différents états de développement des glandes pédicellées. (Grossissement : 210 diamètres.)

Les cellules terminales renferment un protoplasme granuleux et de gros noyaux situés dans la profondeur au voisinage des membranes transversales (fig. 84). Les parois transversales sont très minces et se reconnaissent surtout aux sillons qu'elles déterminent sur la surface. Les parois externes sont épaisses, entièrement cellulosiques ; sous l'action des alcalis, elles prennent un aspect feuilleté, et quelquefois les feuillets externes se détachent en se recroquevillant. Chez *Lathræa squamaria* (fig. 85), à un fort grossissement, on aperçoit à la surface des filaments très fins, droits, coudés ou ondulés, cylindriques et émoussés à leur pointe. Ils constituent une dépendance de la membrane, car ils sont entraînés par les feuillets externes lorsque ceux-ci se décollent. Je n'ai pu observer à leur intérieur aucune trace d'organisation permettant de les assimiler à des Bactéries ; je ne puis confirmer les observations de Scherffel, et je me rangerai plutôt à l'avis de Jost, qui les considère comme des corps inertes. Ils n'ont jamais été signalés chez *Lathræa clandestina* et, pour ma part, je ne les ai jamais observés dans cette espèce.

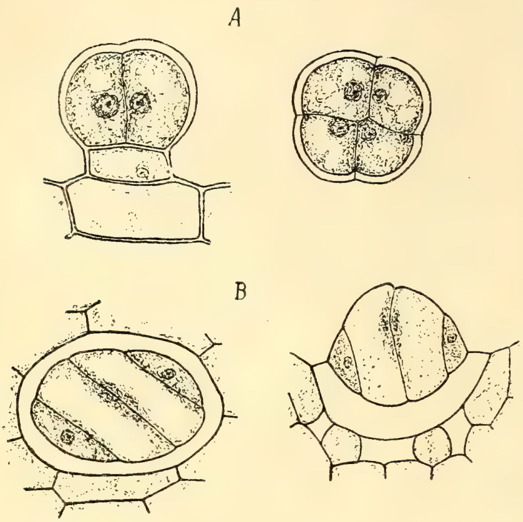


Fig. 84. — *Lat. clandestina.* — A. Glandes pédicellées vues de face et de profil. B. Glandes en bouclier vues de face et de trois quarts. (Grossissement : 435 diamètres.)

La cellule-pédicelle ne se distingue en rien des cellules épidermiques ; ses parois sont relativement minces ; le protoplasme est vacuolaire et peu abondant.

Les glandes en bouclier sont moins saillantes ; elles sont partiellement enfoncées dans les tissus sous-jacents. Elles sont également moins nombreuses et sont localisées surtout au fond des cavités. Dans une coupe perpendiculaire à la surface, elles rappellent vaguement la forme de l'œil humain, comme l'a fait remarquer Massee. Les cellules terminales, normalement au nombre de quatre, sont quelquefois réduites à deux lorsque le développement n'est pas achevé. Elles ne recouvrent pas entièrement la cellule basale. Les cellules médianes sont assez renflées extérieurement; les cellules latérales sont plus aplaties (fig. 84 et 85). Dans les cellules médianes, le protoplasme est peu dense; il est refoulé contre les parois, laissant au centre une large vacuole. De part et d'autre de la ligne médiane, deux légères proéminences forment une sorte de gouttière qui, vue de face, donne l'illusion d'une ouverture stomatique limitée par deux lignes sombres incurvées ; l'illusion est encore accrue par l'abondance relative du protoplasme au-dessous des proéminences.

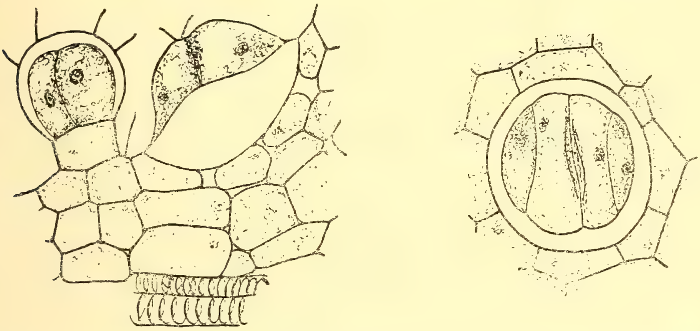


Fig. 85. — *Lat. squamaria.* Glandes pédicellées et glandes en bouclier avec filaments hyalins. (Grossissement : 435 diamètres.)

En aucun cas je n'ai pu déceler l'existence d'une véritable fente. Je n'ai pas vu non plus cet opercule médian signalé par Göbel et figuré par lui chez *Tozzia alpina*, qui, en se détachant, mettrait à nu une couverture. La cloison qui sépare les deux cellules médianes est d'ailleurs très mince; et sa place se reconnaît surtout, en coupe, à la gouttière du sommet, et dans une vue de face aux échancrures des parois aux extrémités. Les cellules latérales sont moins allongées et moins renflées ; leur protoplasme est plus dense et les noyaux plus apparents. Les parois externes de cet ensemble ne sont pas épaissies, comme l'ont signalé Kerner et Wettstein ; elles s'opposent par là aux parois des cellules terminales des glandes pédicellées.

La grande cellule basale, enfoncée dans le parenchyme voisin, a une transparence presque parfaite ; elle est très pauvre en protoplasme et paraît remplie presque entièrement d'une substance liquide. Normalement, elle est renflée vers l'extérieur; elle s'affaisse lorsqu'il y a sortie de liquide, et les cellules terminales paraissent s'enfoncer à son intérieur. Elle repose sur une rangée de petites cellules laissant entre elles des méats (fig. 81) ; je n'ai pas observé d'une façon constante la disposition régulière de ces méats signalée par Massee.

Les glandes en bouclier, chez *Lathræa squamaria* uniquement, présentent des filaments hyalins semblables à ceux qui hérissent la surface des glandes pédicellées (fig. 85). Sur cette figure on peut remarquer les mêmes filaments sur la partie libre de la cellule basale et sur les cellules épidermiques voisines. Ils ne sont donc pas spéciaux aux glandes.

Malgré la différence de forme, tous les auteurs ont signalé une analogie entre les deux sortes de glandes ; les cellules terminales sont, dans les deux cas, au nombre de quatre normalement ; la cellule basale des glandes en bouclier est l'homologue de la cellule-pédicelle des glandes pédicellées. Cette analogie se rencontre encore dans le développement. Les glandes en bouclier proviennent d'une cellule épidermique ; une cloison transversale isole la cellule basale et une cellule superficielle ; une cloison perpendiculaire à la surface sépare, dans cette dernière, deux premières cellules terminales; deux nouvelles cloisons parallèles à la précédente forment les quatre cellules définitives.

Les dernières ramifications vasculaires (fig. 81), sous forme de vaisseaux annelés ou spiralés, s'épanouissent dans le parenchyme à petites cellules, sans qu'on puisse reconnaître des relations particulières entre elles et l'une ou l'autre sorte de glandes.

V. Rôle des écailles. — Il n'y a pas lieu d'insister longuement sur le rôle carnivore des écailles, signalé par Kerner et Wettstein ; cette théorie a déjà été combattue par la plupart des auteurs. Sans discuter la nature et la fonction des filaments hyalins, je ferai remarquer seulement qu'ils n'existent que chez *Lathræa squamaria* et qu'ils ne sont pas localisés uniquement sur les glandes. S'ils servaient donc à la capture et à la digestion des animaux, l'absorption se ferait par toute la surface des chambres et ne serait pas spéciale aux glandes ; le caractère de plante carnivore ne pourrait être attribué au *Lathræa clandestina*. J'ai observé chez cette dernière espèce la coloration brune, partielle ou totale, dans une ou plusieurs cellules terminales des glandes pédicellées que Kerner et Wettstein ont vue eux-mêmes chez *Lathræa squamaria* et qu'ils considèrent comme résultant de l'absorption de restes organisés ; c'était un symptôme de dégénérescence. J'ai observé pendant plus d'une heure les mouvements de petits organismes à l'intérieur d'une chambre de *Lathræa clandestina*; des Paramécies, avec d'autres Infusoires plus petits, des Diatomées provenant d'une eau ou avaient séjourné des rameaux de *Lathræa*, se déplaçaient dans tous les sens ; ils frôlaient les surfaces glandulaires sans jamais s'y fixer et sans paraître attirés ou gênés dans leurs mouvements par une sécrétion quelconque.

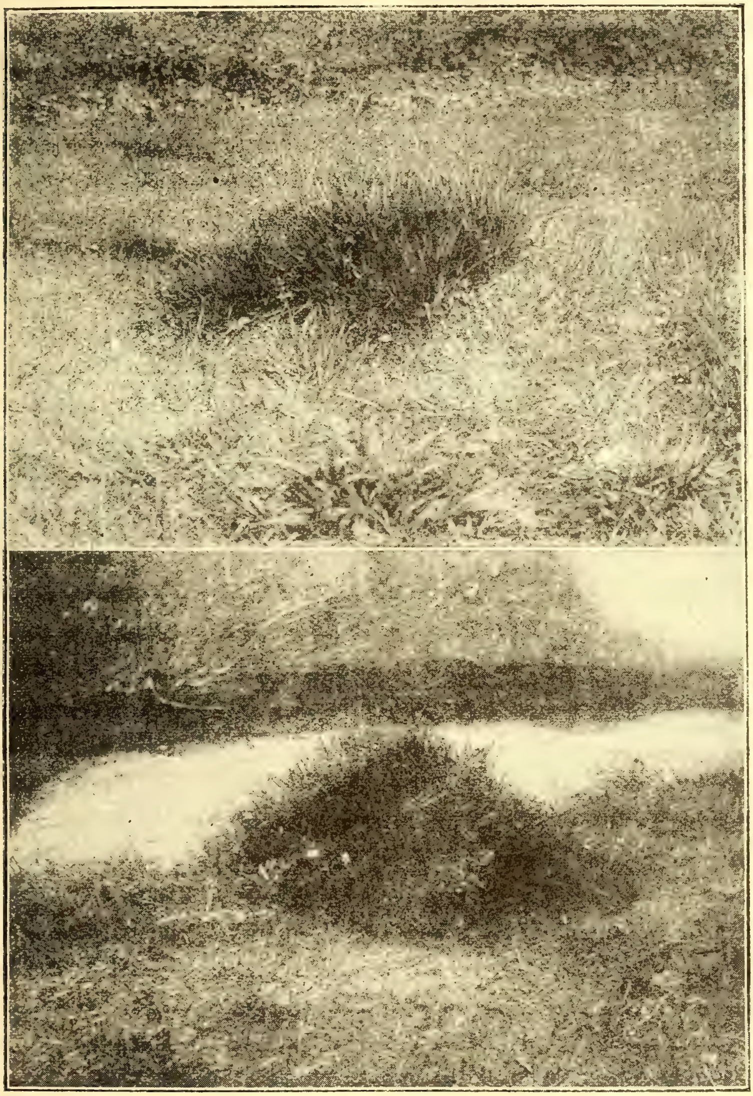
Pas plus que Stenzel, je n'ai rencontré les sécrétions calcaires signalées par Krause. J'ai trouvé parfois des filaments cellulaires à l'intérieur des chambres rappelant un mycélium de Champignon. Est-ce à ces filaments qu'il faut attribuer le dépôt calcaire observé par Krause? Peut-être, et leurs débris formeraient le squelette délicat et transparent signalé par cet auteur, après action d'un acide.

L'expulsion de l'eau par les écailles est très manifeste. Göbel la signale plutôt comme une nécessité que comme une certitude. Il a expérimenté sur *Tozzia*, et a vu un dépôt abondant d'eau sur les parois d'une chambre où la plante était enfermée. Il admet le même phénomène chez le *Lathræa* ; il considère cette sortie comme indispensable dans ce qu'il appelle le « cycle de transpiration ».

Divers auteurs ont entrevu cette expulsion d'eau ; les uns n'y ont pas attaché d'importance, les autres l'ont interprétée dans un sens favorable à leur hypothèse. Gilburt raconte que la sécrétion est quelquefois si abondante qu'une terre grasse, légèrement friable, était saturée d'humidité dans le voisinage immédiat du parasite, alors qu'ailleurs elle pouvait s'émietter avec les doigts ; pour lui, cette sécrétion est acide, elle solubilise les matières humicoles et les rend absorbables par le *Lathræa*. Heinricher dit que la terre argileuse où se développe le *Lathræa squamaria* moule les rameaux qui, après dégagement, laissent leur empreinte en creux dans cette terre humide. Col (**12**) écrit qu'au printemps, par temps sec, on voit, dans les vignobles atteints par le parasite, « des places de la largeur de la main ou des deux mains ayant l'apparence de terre qui vient d'être arrosée »; à ce caractère il reconnaissait la présence de *Lathræa clandestina*, dont les feuilles, pour lui, jouent le rôle de réservoirs aquifères. P. Marsais (**54**) a remarqué les mêmes taches humides dans les mêmes vignobles; « la terre se transforme en boue », dit-il, et dans un tel milieu les racines de la Vigne « meurent par asphyxie et pourrissent ». Tous ceux qui ont ramassé sur place des rameaux de *Lathræa clandestina* et de *Lathræa squamaria* ont pu constater que la terre voisine est fortement mouillée ; les pierres enfouies dans le sol semblent ruisselantes.

L'eau provient des écailles ; elle sort des chambres. En prenant un rameau à écailles larges et non recouvrantes et en plongeant la section dans un verre d'eau, la face inférieure du très court pétiole et la surface du rhizome sont bientôt humectées par un liquide qui suinte par la fente du vestibule; si on l'enlève avec un morceau de papier-filtre, il se renouvelle au bout de peu de temps.

J'ai déterminé le poids d'eau rejetée en un temps donné par des rameaux récoltés en mars et mai. Un rameau écailleux était placé dans un large tube; l'un des bouts était fermé par un bouchon où j'avais fait passer l'extrémité inférieure du rameau débarrassée au préalable de quelques écailles ; la surface était obturée avec soin au moyen de mastic ; par l'autre bout, qui constituait la partie supérieure, je descendais une petite éprouvette contenant du chlorure de calcium et je fermais soigneusement avec un bouchon. Le tout était disposé au-dessus de l'eau d'un vase, de telle sorte que seule l'extrémité du rameau plongeât dans l'eau. Les parois du tube se couvraient rapidement de gouttelettes d'eau; l'émission d'eau était plus rapide que l'absorption par le chlorure de calcium. Au bout d'un temps variable, le rameau était retiré et le chlorure de calcium maintenu jusqu'à dessiccation complète des parois. Le chlorure de calcium pesé avant et après donnait, par différence, le poids de l'eau rejetée.



Pl. II. — Aspect de la végétation au voisinage d'une touffe florale de *Lat. clandestina*; photographies prises le 28 avril 1915; dans le cliché du haut, l'herbe avait été rasée sur la droite pour montrer les fleurs de *Lat. clandestina*; l'herbe avait été également coupée dans la partie antérieure sur le cliché du bas pris sur le bord d'un cours d'eau.

Voici les résultats de deux expériences d'une durée de vingt-quatre heures :

Lathræa clandestina : poids du rameau, 4gr,900 ; eau rejetée, 0gr,200 ;

Lathræa squamaria : poids du rameau, 13 grammes ; eau rejetée, 0gr,390.

En vingt-quatre heures, le rameau de *Lathræa clandestina* avait donc rejeté 1/25e environ de son poids d'eau, et le *Lathræa squamaria* 1/33e. Une masse de 6 livres, comme en a déterré Massee, rejetterait dans ces conditions 100 centimètres cubes. environ d'eau par jour.

Au début de mes recherches sur le *Lathræa clandestina*, j'ai été frappé par l'aspect de la végétation au voisinage des touffes florales. Les photographies de la planche II (p. 245), prises les 27 et 28 avril 1915, donnent une idée de cette végétation comparée à la végétation environnante. Toutes les plantes herbacées ont un développement double et quelquefois triple Les feuilles sont larges, d'un vert intense. Les fleurs de *Lathræa* sont bientôt enfouies sous cette végétation luxuriante, et, pour montrer ces fleurs sur les photographies, on a dû raser une partie de l'herbe. Les prairies où le *Lathræa clandestina* était abondant présentaient l'aspect de ces herbages où les mêmes bestiaux, séjournant plusieurs mois, évitent de paître l'herbe grasse entourant leurs excréments. J'en étais arrivé à reconnaître à coup sûr l'emplacement d'une colonie de *Lathræa* au seul examen de la végétation ; les touffes vigoureuses dissimulaient toujours quelques inflorescences.

Au 1er mars 1919, alors qu'aucune fleur n'apparaissait encore, dans une région où je savais trouver le parasite, j'ai été guidé également par la végétation herbacée. Les Graminées, encore faibles, apparaissaient avec une teinte plus sombre, témoignant une plus grande vigueur en certaines places ; en fouillant le sol à ces endroits, j'ai toujours ramené des rameaux de *Lathræa*.

J'ai pu faire la même observation en diverses stations. Elle est surtout facile et frappante dans les vergers et les prairies, là où le *Lathræa clandestina* croît sur les racines longuement traçantes de certains arbres et en particulier du Peuplier. Les colonies trouvent leur nourriture sur des racines superficielles à plusieurs mètres du tronc où le gazon, non gêné par l'ombre du feuillage, est dru et serré. Sur le bord immédiat des ruisseaux, dans les fourrés des taillis, les plantes herbacées sont trop peu abondantes pour qu'on puisse noter un contraste. Le *Lathræa clandestina* ne détermine donc pas toujours une plus grande vigueur chez les plantes voisines, et c'est vraisemblablement pour cette raison que cette observation n'avait pas été signalée jusqu'ici. Cependant un botaniste qui a exploré la région de Mayenne m'écrivait : « Presque toujours, quand j'ai trouvé la Clandestine, j'ai dû relever et écarter les grandes herbes qui l'entouraient et la cachaient. » En publiant cette remarque, il eût pu éveiller l'attention et susciter des recherches.

La vigueur de la végétation ne pourrait-elle être le résultat d'une grande humidité du sol? La sudation abondante des colonies de *Lathræa* ne pourrait-elle seule provoquer le grand développement des plantes voisines? Qu'on veuille bien se rappeler que le *Lathræa* ne se rencontre que dans les endroits humides où le sol est toujours imprégné suffisamment d'eau pour que les végétaux ne puissent souffrir de la sécheresse, et l'on admettra difficilement, *a priori*, qu'un supplément d'eau soit avantageux. L'une des photographies de la planche II a été prise sur le bord immédiat d'une rivière dont on aperçoit le courant ; l'humidité était certes suffisante pour que les Graminées atteignissent de ce fait leur maximum de développement, et malgré cela le contraste est frappant entre la végétation provoquée et la végétation voisine. Dans le nord de la Mayenne, le sol est peu fertile, et l'épandage des engrais sur les prairies naturelles est peu fréquent ; les cultivateurs se contentent d'irriguer leurs prairies en dérivant l'eau des ruisseaux. Là où l'eau coule, la végétation est plus active, mais les plantes n'acquièrent pas, par cet apport d'eau, la vigueur qu'elles manifestent au voisinage du *Lathræa*. Dans un verger bien entretenu, recevant le purin et les eaux d'une cour de ferme, la végétation était très avancée fin avril 1919, et cependant j'ai pu encore reconnaître sous des herbes plus hautes les fleurs de *Lathræa clandestina*. Un apport d'eau, et surtout un apport d'éléments nutritifs, peut diminuer le contraste sans le faire disparaître entièrement.

Ce développement vigoureux n'est pas particulier à quelques plantes seulement. Tous les végétaux qu'on peut rencontrer dans les prairies, à quelque famille végétale qu'ils appartiennent, et quel que soit leur système radiculaire, témoignent d'une rapide croissance. J'ai relevé parmi eux de nombreuses Graminées : *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Bromus mollis* L., *Holcus lanatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Lolium perenne* L., *Lolium italicum* A. Br., *Cynosurus cristatus* L. ; des Légumineuses : *Trifolium pratense* L. ; des Composées : *Taraxacum dens-leonis* L., *Centaurea jacea* L. ; des Renonculaceés : *Ranunculus acris* L., *Ranunculus repens* L. ; des Rosacées : *Spiræa ulmaria* L. ; des Ombellifères : *Conopodium denudatum* Koch. ; des Caryophyllées : *Stellaria holostea* L., *Stellaria graminea* L. ; des Rubiacées : *Galium aparine* L. ; des Polygonacées : *Rumex acetosa* L. ; des Urticacées : *Urtica dioica* L.

Devant cette grande variété, il est difficile de songer au parasitisme de ces plantes sur le *Lathræa clandestina* ayant pour effet de leur fournir un supplément de nourriture ; il est difficile d'admettre également une symbiose vraie entre toutes ces plantes et le parasite, car la symbiose ne s'observe qu'entre végétaux spéciaux et adaptés. Recherchons cependant les relations de voisinage entre racines étrangères et rameaux écailleux.

Divers auteurs ont signalé la présence de nombreuses racines étrangères, enserrées entre les écailles de *Lathræa clandestina* comme de *Lathræa squamaria*; tous ont supposé que ce contact était accidentel et qu'il résultait de la croissance du parasite dans une terre où s'enchevêtraient les nombreuses racines des autres plantes. Les racines étrangères sont particulièrement nombreuses sur les rameaux à écailles imbriquées ; elles adhèrent si fortement qu'on pourrait croire qu'elles font corps avec eux ; si, sans précaution, on essaie de les enlever, elles se brisent ou déchirent les écailles ; mais, si on procède graduellement à l'effeuillage, on constate qu'elles ne sont, le plus souvent, que comprimées et serrées entre les écailles. Dans certains cas elles restent encore collées aux écailles isolées ; avec une brosse un peu dure on peut les détacher sans les briser. Ces racines détachées à la brosse sont toujours grêles, abondamment ramifiées et couvertes de nombreux poils absorbants sur toute leur surface. J'ai observé une écaille transpercée par une petite racine étrangère ; cette dernière avait pénétré par la fente du vestibule, avait traversé le parenchyme et sortait sur l'un des côtés ; elle faisait réellement corps avec l'écaille ; mais, en pratiquant une incision, la racine étrangère fut dégagée facilement ; il n'y avait pas de continuité entre les tissus, il y avait eu perforation par digestion, et rien n'indiquait que cette digestion se continuait latéralement ; la racine étrangère ne s'était pas introduite pour puiser des sucs nutritifs ; elle ne vivait pas en parasite. Dans d'autres cas, j'ai observé des racines étrangères qui, pénétrant toujours par la fente du vestibule, plongeaient, par leur extrémité, dans l'intérieur des chambres ; leur coiffe était quelquefois enfoncée dans le parenchyme et leur surface était couverte de poils absorbants longs et nombreux.

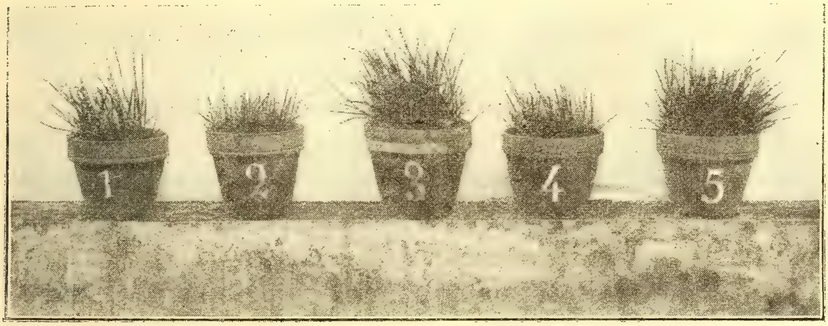
Toutes ces observations montrent que la présence de nombreuses racines étrangères entre les écailles n'est pas due à un hasard de croissance du parasite. Les petites racines, au moins, sont attirées par les écailles vers lesquelles elles se dirigent comme elles se dirigeraient vers une région humide. L'abondance de leurs poils absorbants prouve qu'elles viennent y chercher l'eau rejetée, et leur pénétration fréquente par la fente du vestibule indique encore que c'est par cette ouverture que le liquide sort.

Il est difficile de reconnaître l'origine des racines étroitement enserrées ou perforantes ; mais il paraît évident que toutes les plantes qui bénéficient du voisinage des rameaux de *Lathræa* ne présentent pas, en même abondance au moins, des racines grêles capables de s'insinuer entre les écailles. Par exemple, le système radiculaire pivotant des *Rumex*, les grosses racines fibreuses des Renoncules ne peuvent contracter des rapports aussi intimes que les fines racines des Graminées. Il faut donc admettre que l'influence des rameaux écailleux de *Lathræa* peut s'exercer à distance. Et ceci exclut toute nécessité de contact immédiat, de continuité des tissus, autrement dit de parasitisme. Tout au plus peut-on admettre une association symbiotique en considérant que les Graminées, les *Rumex*, les Renoncules peuvent être parasités par le *Lathræa clandestina*, qui, en retour, réalise autour de lui un milieu humide plus ou moins étendu favorisant le développement des plantes parasitées.

L'eau ne doit pas constituer le seul élément de ce milieu, car elle peut être, non loin de là, en quantité plus que suffisante, sans pour cela que la végétation soit aussi active, comme je l'ai déjà fait remarquer. Des principes fertilisants provenant du parasite doivent être véhiculés par l'eau. Le parasite doit excréter autre chose que de l'eau.

Il peut émettre des sels minéraux ou organiques ; il peut aussi donner naissance à des ferments capables de réaliser par synthèse des produits alimentaires. Pour vérifier l'une et l'autre de ces hypothèses, j'ai pratiqué des semis de Ray-Grass sur de la terre dans laquelle des rameaux de *Lathræa clandestina* s'étaient développés et sur de la terre prise à quelque distance ; les produits émis par le parasite devaient se rencontrer dans la première ; ils devaient faire défaut dans la seconde.

Dans les premiers jours de mars, j'ai donc prélevé de la terre là où végétaient des souches de *Lathræa clandestina* ; j'avais enlevé au préalable le gazon; la terre était débarrassée soigneusement de tous les rameaux écailleux et des racines étrangères. Elle fut mise en pots. Les uns ne subirent aucun traitement préalable. D'autres furent maintenus à une température comprise entre 70° et 80° pendant trois heures dans le but de détruire les microorganismes et les ferments supposés. Les derniers furent lessivés pendant plusieurs jours avec de l'eau distillée pour éliminer les sels entraînables par l'eau. La terre de comparaison fut prise, dans les mêmes conditions, à un mètre de distance environ, là où l'action du parasite n'avait pu se faire sentir ; elle fut mise également en pots. Toutes ces terres furent ensemencées le 6 mars. Les pots furent mis en serre pour activer la germination, et trois semaines plus tard ils furent placés dans une plate-bande du jardin botanique, également exposés au soleil et à la pluie. Le 15 mai, ils furent photographiés. La planche III représente quelques-unes de ces photographies. Les numéros 1, 3 et 5 renfermaient de la terre où des touffes de *Lathræa* s'étaient développées; les numéros 2 et 4, de la terre du voisinage. La végétation est plus active dans les trois premiers; la différence est moins grande que dans la nature, parce que l'action du parasite n'a pas continué à s'exercer, mais elle est encore très nette. Le *Lathræa clandestina* avait donc imprégné la terre voisine d'éléments fertilisants, qui n'avaient pas encore été puisés en totalité par les plantes étrangères; une partie de ces éléments persistait et avait provoqué une végétation plus active du Ray-Grass. Si dans le pot numéro 1 la végétation est moins dense, c'est qu'à la suite d'un accident quelques pieds avaient été coupés.



Pl. III. — Résultats de semis de ray-grass sur diverses terres.

N° 1. — Terre imprégnée des produits d'excrétion de *Lat. clandestina*, non stérilisée, non lavée.

N° 3. — Même terre que dans le n° 1, mais lavée à l'eau distillée.

N° 5. — Même terre que dans le n° 1, mais stérilisée par un séjour de trois heures dans une étuve à 80°.

N^os^ 2 et 4. — Terre non imprégnée des produits d'excrétion de *Lat. clandestina*, prise à 1 mètre d'une touffe de ce parasite.

Les semis ont été faits le 6 mars 1919, et les photographies ont été prises le 8 mai de la même année.

L'humidité n'est pas en cause, car tous les pots avaient reçu les mêmes arrosages naturels ou artificiels.

Le numéro 1 n'avait subi aucun lessivage; la terre n'avait pas subi l'action de la chaleur. Le numéro 3 renfermait de la terre lessivée et le numéro 5 de la terre préalablement chauffée. La végétation n'est pas très différente dans ces trois pots. Au cours des deux mois, tantôt l'un, tantôt l'autre, présentait la plus grande croissance. Au mois de juin, malgré l'exiguïté du milieu où se développaient les racines, les uns et les autres ont donné des tiges florifères ; les numéros 2 et 4 n'en présentaient encore aucune fin juillet.

La terre lessivée était donc aussi riche en principes fertilisants. L'eau de lavage n'avait enlevé aucun élément nutritif. Ceci exclut la présence de nitrates dans les produits émis par le parasite ; car on sait depuis longtemps que les nitrates peuvent être entraînés par l'eau ; je n'ai pu, d'ailleurs, déceler la présence de ces sels dans l'eau de lavage. Par contre, on sait que les phosphates, le sulfate d'ammoniaque sont retenus par la terre ; l'eau ne les entraîne qu'en proportion très faible. C'est vraisemblablement à ces sels qu'est due la vigueur plus grande de la végétation.

La chaleur n'a pas diminué la fertilité de la terre dans le pot numéro 5. L'action fertilisante n'est donc pas due à des ferments émis par le parasite susceptibles d'activer l'absorption de principes organiques du sol ; elle n'est pas provoquée par l'existence de bactéries spéciales au *Lathræa*, qui enrichiraient le sol en éléments utiles aux plantes en puisant par exemple l'azote de l'air.

De ces essais de culture, il résulte que le *Lathræa clandestina* excrète avec l'eau des principes organiques ou minéraux non entraînables par l'eau et dont les racines étrangères font leur profit. Quelques-unes de ces racines viennent puiser les éléments nutritifs à leur source, dans les chambres ou au voisinage des écailles. La partie non absorbée imprègne la terre avoisinante où d'autres racines peuvent la puiser. Cette filtration s'étend à quelques centimètres ; les éléments nutritifs diminuent graduellement en quantité, ce qui explique la diminution également graduelle de la végétation (Pl. II).

Gilburt et Massee ont affirmé que les sécrétions des écailles étaient acides au tournesol. En appliquant un papier bleu de tournesol à la base des écailles, il s'imprègne de liquide sur plusieurs millimètres, et le bord seul vire très légèrement au rouge. Dans les mêmes conditions, un papier imprégné d'hélianthine, très sensible aux acides, ne change que très faiblement de teinte. L'acidité est donc très légère.

Le liquide sécrété peut-il solubiliser l'humus ? Est-ce à lui qu'il faut attribuer l'amollissement des racines mortes d'Orme au contact des rameaux écailleux, comme l'a observé Massee? En admettant même que les matières organiques soient attaquées et solubilisées, le *Lathræa* ne bénéficierait pas des produits de la désorganisation, car, dans cette hypothèse, les glandes, qui sont supposées être les organes absorbants, ne peuvent jouer ce rôle que si un courant d'entrée dans les chambres se superpose au courant de sortie, ce qu'il est difficile d'admettre. Quant au changement observé par Massee dans le protoplasme des glandes sessiles après contact avec de l'eau qui a été mélangée pendant quelque temps avec de l'humus végétal et des portions de feuilles coupées, modification qui prouverait le rôle absorbant de ces glandes, il montre que l'absorption est possible comme à travers toute paroi végétale mince, mais ne permet pas d'affirmer qu'elle a lieu dans la nature. L'hypothèse de Massee concernant l'absorption par les écailles n'est pas à retenir; et l'acidité des liquides émis est trop faible pour que leur action sur l'humus puisse expliquer la végétation luxuriante avoisinante.

J'ai recherché la présence de certains composés dans l'eau rejetée. J'ai fait séjourner des rameaux de *Lathræa clandestina* et de *Lathræa saqumaria* dans de l'eau distillée pendant quelques heures; ils avaient été détachés avec précaution pour ne pas altérer les tissus, et je m'étais assuré qu'ils ne présentaient aucune autre blessure. Dans le liquide filtré, je n'ai jamais pu reconnaître la présence de nitrates. Le réactif molybdique m'a toujours donné une réaction très nette avec le *Lathræa clandestina*; avec le *Lathræa squamaria*, le précipité jaune est moins abondant et plus lent à se former ; la présence de phosphates est donc certaine. Le chlorure de baryum donne un précipité assez abondant révélant l'existence de sulfates. En chauffant le liquide avec quelques gouttes de potasse caustique, on peut reconnaître le dégagement de quelques traces d'ammoniaque ; elles ne sont pas perceptibles à l'odeur, mais elles bleuissent légèrement le tournesol. L'eau n'est donc pas l'unique substance rejetée ; des phosphates et des sulfates sont également excrétés, et l'ammoniaque constitue l'une des bases de ces sels.

Ce ne sont peut-être pas les seuls corps émis ; mais la présence de phosphates et sulfates à base ammoniacale suffit pour expliquer la vigueur de la végétation dans les conditions naturelles et dans les essais de culture.

L'eau et les sels dissous sortent des chambres. Les glandes jouent-elles un rôle dans cette émission? Il est difficile d'admettre une filtration par toute la surface épidermique; les parois externes sont minces, mais elles sont recouvertes d'une légère couche cuticulaire. La structure des glandes en bouclier semble permettre cette émission. Elles ne présentent pas de pores, il est vrai, mais les glandes aquifères des végétaux, et les nectaires ne possèdent pas toujours un orifice et, lorsqu'il existe, il est nécessité par la présence d'une cuticule épaisse dans l'épiderme voisin. Les cellules terminales des glandes en bouclier ont des parois très minces sans cutinisation externe appréciable; l'eau peut donc filtrer au travers. Elles reposent sur une large cellule très pauvre en protoplasme; c'est une sorte de réservoir aquifère. Les cellules sous-jacentes présentent de larges méats. L'eau peut s'accumuler dans ces méats, alimenter la réserve contenue dans la grande cellule elliptique et être éliminée par les cellules terminales. La partie non recouverte de la cellule elliptique ne doit pas servir de membrane filtrante, car elle est cutinisée comme les cellules épidermiques. Le rôle des glandes pédicellées est plus énigmatique. Leur membrane externe est épaisse, leur contenu est granuleux, les vacuoles peu volumineuses; la cellule-pédicelle ne se différencie pas des cellules épidermiques. S'il y a excrétion par ces glandes, elle n'est pas simplement de nature physique, elle doit être le résultat d'une action vitale. Les matières rejetées doivent être, sinon élaborées dans les cellules, du moins y subir une dernière transformation. Si le rôle de ces glandes est encore mystérieux, je me refuse à croire à un pouvoir absorbant; elles sont placées dans des chambres profondes où rien de l'extérieur ne semble pénétrer; elles ne pourraient donc que réabsorber des substances émises par les cellules voisines, ce qui est peu vraisemblable.

Göbel a déjà montré la nécessité de l'émission de l'eau. L'absence de tout organe aérien, pendant la majeure partie de l'année, empêche toute émission à l'état de vapeur. La concentration de la sève brute, puisée en abondance dans les vaisseaux de l'hôte, ne peut donc se faire que par un rejet d'eau à l'état liquide. La sudation remplace la transpiration ; elle est indispensable à la vie du parasite.

Les substances dissoutes ne peuvent être également que des produits d'élimination. Sont-ils rejetés parce qu'ils seraient en trop grande abondance dans le liquide absorbé par les suçoirs? Il semble plus vraisemblable d'admettre que les substances rejetées sont le produit de l'activité cellulaire du parasite ; ce dernier élabore les aliments puisés dans l'hôte, il s'en nourrit; de cette nutrition résulte des déchets.

Il y a émission de gaz carbonique ; je l'ai mise en évidence, sans toutefois avoir pu en déterminer l'importance faute de matériel frais en quantité suffisante. J'ai recherché par la méthode de Guignard (**28**) l'émission d'acide cyanhydrique sous l'influence du chloroforme. Des racines, des rhizomes, des écailles de *Lathræa clandestina* récoltés en mars et avril n'ont nullement altéré la couleur du papier picro-sodé, réactif de l'acide cyanhydrique. Il en a été de même avec des organes de *Lathræa squamaria* ramassés en mai. Si l'émulsine existe dans cette dernière espèce, comme l'a indiqué Bondouy, elle n'est pas accompagnée d'amygdaline, glucoside susceptible de s'hydroliser en fournissant de l'acide cyanhydrique. Dans les deux espèces, l'acide cyanhydrique n'apparaît pas comme un des termes de la désagrégation de la molécule albuminoïde.

Les produits d'oxydation ne se rencontrent pas sous la forme solide, car dans aucun organe on ne constate le dépôt de cristaux, résines ou gommes. A l'exception du gaz carbonique, les produits d'oxydation doivent être solubles et éliminés par l'eau ; l'azote apparaîtrait sous la forme ammoniacale; le phosphore et le soufre, sous la forme de phosphates et de sulfates. Les écailles, par l'intermédiaire de leurs glandes, joueraient le rôle d'appareil excréteur.

Les produits d'élimination, y compris l'eau dérivée de l'hôte au profit du parasite, retournent finalement aux plantes voisines. A cette association de diverses plantes on ne peut conserver le nom de symbiose, car ce qui dérive d'une plante ne retourne pas toujours à la même plante après passage dans le parasite. Le parasite vit aux dépens de son hôte ; les déchets de la nutrition du parasite peuvent être repris par l'hôte. Certaines plantes peuvent momentanément trouver avantage à la présence du parasite; d'autres peuvent en souffrir. Dans l'ensemble, le parasite ne peut être que nuisible, mais, dans les conditions normales de végétation, les faibles dégâts causés sont en partie compensés.

VI. Conclusions. — Les écailles ne sont pas des organes atrophiés ; elles jouent un rôle important dans l'économie du végétal.

Elles ne contribuent pas à la nutrition, soit en capturant et digérant des organismes vivants, soit en solubilisant les matières humicoles.

Ce sont surtout des organes d'élimination, ayant quelque analogie avec les organes d'excrétion des animaux ; elles rejettent, sous la forme liquide, la majeure partie de l'eau qu'elles ont puisée dans les vaisseaux du bois de leur hôte ; cette eau entraîne avec elle des produits d'excrétion résultant de la vie cellulaire tels que phosphates et sulfates ammoniacaux dont les racines des plantes voisines, parasitées ou non, peuvent faire leur profit ; l'élimination semble assurée par les glandes en bouclier, et peut-être également par les glandes pédicellées.

Les écailles jouent encore le rôle d'organes de réserve pour l'amidon.

CHAPITRE V

GRAINE ET GERMINATION

I. Déhiscence du fruit. — A maturité, le fruit est gros, charnu, et toujours entouré par le calice. Il est ovoïde chez le *Lathræa squamaria*; chez le *Lathræa clandestina*, il est un peu aplati latéralement et cordiforme. Dans les deux cas, le fruit s'ouvre pour laisser échapper les graines ; les deux fentes de déhiscence correspondent aux deux nervures médianes des deux carpelles.

Le mécanisme de la déhiscence a été entrevu par Duchartre dans le *Lathræa clandestina* ; il a été étudié avec soin chez les deux espèces par Heinricher, qui a consacré toute une notice à cette étude (**29**). Ce dernier auteur distingue dans les parois du fruit de *Lathræa clandestina* une couche externe dite *couche de gonflement* et une couche interne appelée *couche de résistance.* La déhiscence est provoquée par la turgescence des cellules de la couche externe. Dans le *Lathræa squamaria*, l'éclatement du fruit est dû au gonflement des placentas et aussi à la pression des nombreuses graines à l'intérieur.

Chez *Lathræa clandestina*, l'expulsion des graines est violente. Un sillon apparaît à la base du fruit ; il s'approfondit, en même temps qu'il s'étend peu à peu vers le haut ; puis le sommet éclate, les bords des valves se replient intérieurement, et les graines sont projetées avec force. On peut provoquer l'éclatement, en exerçant avec un canif une légère pression au fond du sillon basilaire. J'ai pu voir, ainsi, des graines s'élever verticalement à près de 3 mètres et projetées à 5 et 6 mètres de distance. La dissémination est assurée par ce moyen. Elle est rarement aussi grande dans la nature, en raison des herbes et des branches d'arbustes qui peuvent former obstacle. L'éclatement se fait avec un bruit qui rappelle celui des gousses de Genêt.

D'après Heinricher, la déhiscence chez *Lathræa squamaria* est moins brusque, et les graines ne seraient pas projetées à une grande distance. La dissémination des graines serait effectuée par les fourmis d'après Sernander, Rutger (**71**).

II. Graine. — Les graines de *Lathræa clandestina* sont grosses, lisses, légèrement bossuées ; elles ne deviennent tétraédriques, comme l'a figuré Marsais (**55**), qu'à la suite d'une dessiccation prolongée. Elles sont blanches, avec une tache noire ovale, légèrement rugueuse et très caractéristique. Elles ont un aspect caillouteux, comme l'a déjà fait remarquer Heinricher ; lorsqu'on les trouve, enfouies sous quelques centimètres de terre, on pourrait les confondre avec quelques graviers roulés abondants dans les alluvions ; elles en ont la dureté apparente ; leur tache noire empêche toute confusion.

Le tégument est à peine distinct. L'albumen est dur ; il prend l'aspect laiteux sur une coupe qui a séjourné dans l'eau ; il remplit presque toute la graine.

L'*embryon* est petit et placé au voisinage de la surface ; il est libre dans la cavité où il est inclus. Ses éléments sont à peine différenciés. La radicule est formée par une légère pointe dirigée vers la surface ; les deux cotylédons sont réduits à l'état de simples proéminences entourant un petit mamelon qui est l'ébauche de la gemmule.

III. Essais de germination. — Bowman et Vaucher ont essayé sans succès la germination des graines de *Lathræa squamaria*. Heinricher a repris ces essais avec *Lathræa clandestina* d'abord (**31**) et un peu plus tard avec *Lathræa squamaria* (**33**). Il a placé des graines dans différents milieux : terreau de feuilles, gazon, Sphaignes ; il en a fixé à des racines de Saule, d'Aune, de Noisetier ; il en a déposé à la base des souches d'Aune et de Noisetier. Il a obtenu quelques germinations. Les figures qu'il en donne indiquent des plantes souffreteuses, rachitiques, incapables de poursuivre leur développement, semble-t-il. Imbu de cette idée, que les plantes-hôtes exercent une action inhibitrice sur le développement des suçoirs, il admet que pareille action est nécessaire à la germination des graines, et cela malgré quelques résultats obtenus dans l'humus, dans le gazon, mais attribués par lui à l'influence d'une plante ligneuse qui s'est développée par hasard dans le voisinage. De ces expériences il conclut que le *Lathræa clandestina* germe seulement au voisinage d'une plante nourricière, que les graines paraissent avoir une notion exacte de l'état de santé dans lequel se trouve le futur hôte, qu'elles peuvent germer dans l'année de leur formation, que les périodes les plus favorables sont les périodes d'humidité, automne et printemps, qu'elles peuvent conserver leur faculté germinative pendant plusieurs années, qu'enfin leur croissance est très lente. Il donne peu de détails sur l'évolution des différentes parties de l'embryon. Il aboutit aux mêmes conclusions à la suite des essais de germination de *Lathræa squamaria*; pour cette plante il a remarqué que le voisinage de très jeunes racines facilite le développement. Plus tard L. Gautier (**22**) ayant écrit que « les affinités des Rhinanthacées, pour certains hôtes, n'ont pas encore été déterminées avec précision », Heinricher (**38**) répliqua par un article en français publié dans une revue française ; il rappela ses travaux sur les *Lathræa* et aussi sur diverses Rhinanthacées, et conclut « que nous possédons déjà quelques connaissances sur le mode de germination et de vie des Rhinanthacées ». Malgré les affirmations de Heinricher, il semble que les conditions de la germination chez le *Lathræa* sont encore mal connues.

En mai et juin 1915, j'ai entrepris des essais de germination sur *Lathræa clandestina*. Je n'ai pu malheureusement les suivre assez longuement. Je me contenterai donc d'émettre quelques idées susceptibles de servir de directives dans des recherches ultérieures.

Dans ses essais, Heinricher n'a obtenu qu'un petit nombre de germinations, relativement au nombre de graines semées. Ceci semble indiquer que, si les conditions externes étaient réalisées, les conditions internes ne l'étaient que pour quelques graines seulement. Toutes les graines étaient vraisemblablement complètes ; mais il est difficile d'admettre que toutes possédassent encore leur faculté germinative; car, s'il en avait été ainsi, on s'expliquerait mal que la plupart d'entre elles fussent restées inactives, alors que quelques-unes se développaient. En mars, j'ai trouvé des graines enfouies dans de la mousse ou déjà enfoncées dans la terre ; elles provenaient certainement de l'année précédente ; elles paraissaient en bon état ; elles avaient trouvé, sur la terre et dans le sol, l'humidité qui semble indispensable à leur conservation. L'embryon était-il encore vivant ? Il avait une taille normale, mais était-il encore capable d'assimiler les réserves de l'albumen ? Celles-ci, bien que intactes en apparence, n'étaient-elles pas déjà altérées ? J'ai placé plusieurs de ces graines pendant plusieurs mois dans de la terre maintenue constamment humide ; elles ont conservé leur forme extérieure, sans présenter le moindre développement. L'embryon est un organisme peu différencié ; il est mal protégé par l'albumen ; une dessiccation de quelques jours, peut-être de quelques heures, n'est-elle pas suffisante pour altérer sa vitalité ? Cette question primordiale pourrait être élucidée en faisant des essais sur des graines prélevées dans le fruit avant la déhiscence, des graines expulsées récemment et des graines plus vieilles.

Pour Heinricher, une condition essentielle est la présence d'une racine-hôte. J'ai montré que le développement du suçoir pouvait se faire sur des corps étrangers quelconques ; de même je pense que la germination peut avoir lieu loin de tout organisme vivant. Les réserves de la graine sont abondantes ; elles permettent un développement notable de la racine. Heinricher a lui-même figuré une jeune germination possédant une racine ramifiée avec suçoirs adhérents à un hôte, alors que le bourgeon écailleux était encore enfermé dans les téguments de la graine. Je décrirai plus loin un stade analogue. L'hypothèse d'une excitation étrangère, nécessaire pour provoquer le réveil de l'embryon et pour lui permettre de digérer l'albume dont il est entouré, ne se comprend guère. Pour ma part, je me refuse à l'admettre, tant que l'on n'aura pas isolé l'agent d'excitation et montré son action par des expériences concluantes. A mon avis, les recherches doivent surtout être dirigées vers l'étude des conditions internes et non pas vers celle des conditions externes, qui, vraisemblablement, sont les mêmes que pour les autres graines.

IV. Un stade du développement germinatif. — Tous ceux qui ont fouillé le sol pour en extraire des rameaux de *Lathræa* ont pu rencontrer des jeunes plantes issues de germination.

Bowman, Irmisch, Pitra, ont figuré de jeunes *Lathræa squamaria* récoltés par eux. Heinricher dit avoir trouvé vingt jeunes germinations de cette espèce dans une motte de terre de la grosseur du poing. J'ai rencontré assez fréquemment des germinations de *Lathræa clandestina* (fig. 1), mais je ne les ai jamais vues en aussi grand nombre. Qu'il s'agisse de l'une ou l'autre espèce, tous les auteurs sont d'accord pour décrire une racine déjà longue, ramifiée, présentant des suçoirs fixés ou non et une ébauche de pousse feuillée ayant la forme d'une tête arrondie plus ou moins grosse et plus ou moins allongée suivant l'âge. Les figures de Pitra, d'Irmisch, comme les miennes, contrastent singulièrement avec les figures des rameaux rabougris obtenus par Heinricher dans ses essais de culture.

Le 1^er^ mars 1919, j'ai ramassé une très jeune germination de *Lathræa clandestina*, dont la racine seule sortait de la graine (fig. 86). Cette racine était longue de 3 centimètres environ ; la partie principale avait été brisée; une racine latérale s'était développée, ramifiée, et portait un suçoir. La masse terminale rappelait une graine par sa forme, sa couleur et sa taille ; elle était cependant un peu moins ferme et un peu plus bossuée.

Heinricher a figuré deux états à peu près semblables obtenus dans ses essais de germination. Il n'en a pas fait une étude particulière, et, sur le mode de nutrition de l'embryon aux dépens de l'albumen, il n'a fait que donner des indications d'ordre général. C'est ce qui m'a déterminé à examiner de plus près l'échantillon trouvé.

S'il pouvait y avoir doute sur la nature de cette ébauche végétale, d'après son aspect extérieur, le doute n'était plus permis après un examen microscopique. Une série de coupes transversales dans le bouton terminal m'ont montré qu'à cet état tout l'albumen n'était pas encore digéré ; une masse intacte, non altérée, assez épaisse en certains points, persistait encore et formait les parois (fig. 86) ; une zone lamelleuse interne, en contact avec les cotylédons, était en voie de digestion. Les deux cotylédons étaient représentés par une masse parenchymateuse adossée à l'albumen. Au centre, deux feuilles larges avec faisceaux libéro-ligneux étaient appliquées par leur face dorsale contre les cotylédons ; leurs bords libres légèrement repliés ne s'accolaient pas aux parois, où cependant existait encore un peu d'albumen ; elles ne présentaient aucune cavité intérieure. Dans le bourgeon terminal apparaissait l'ébauche de deux autres feuilles.

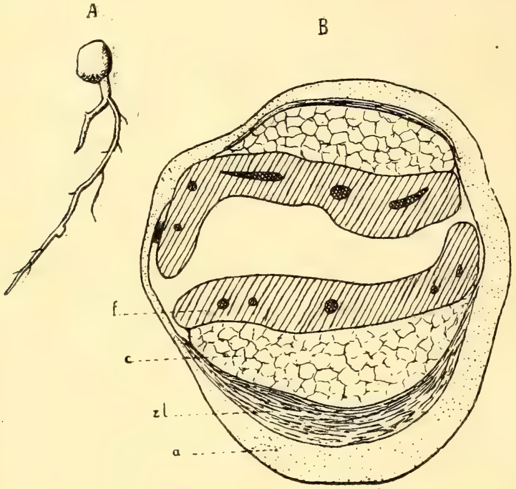


Fig. 86. — Jeune germination de *Lat. clandestina*. — A. Vue d'ensemble. (Grandeur naturelle.) B. Coupe transversale et médiane du sommet : *a*, albumen non altéré ; *zl*, zone lamelleuse où l'albumen est en voie de digestion; *c*, cotylédons : *f*, première paire de feuilles. (Grossissement : 13 diamètres.)

Dans les régions pariétales, là où l'albumen n'a subi aucune transformation, il apparaît formé de grandes cellules polyédriques sans lacunes ni méats. Les parois de ces cellules sont fortement épaissies, sauf en certains points, qui figurent vus de face comme les trous incomplets d'un crible. Ces épaississements sont de nature cellulosique et constituent une réserve hydrocarbonée. On ne rencontre aucune granulation amylacée. Par contre, le soudan décèle des grains assez abondants de nature graisseuse. En approchant de la périphérie, les cellules deviennent plus petites, tout en conservant leur ornementation ponctuée, et les matières grasses deviennent plus rares. L'assise externe a ses parois internes épaissies et ponctuées, les parois radiales sont lisses, et les parois externes sont épaissies et légèrement cutinisées. Cette dernière couche, à peine différenciée, adhérant intimement au tissu sous-jacent, constitue le tégument (fig. 87).

La zone lamelleuse dans la région de contact avec les cotylédons n'a plus de structure cellulaire ; on ne trouve que des débris membraneux entremêlés, tassés et refoulés. Un peu plus loin, la forme des cellules est encore reconnaissable ; le contenu a disparu, les membranes se sont amincies, et les parois radiales sont plissées (fig. 87). Dans cette zone désorganisée, les réserves graisseuses font défaut.

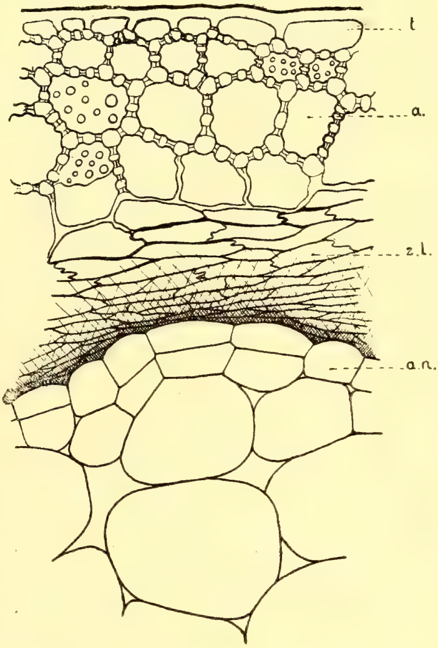


Fig. 87. — Jeune germination de *Lat. clandestina* : *t*, tégument ; *a*, albumen non modifié montrant les épaississements des parois ; *zl*, zone lamelleuse ; *an*, assise nourricière du cotylédon. (Grossissement : 185 diamètres.)

Les cotylédons sont formés d'un parenchyme à très grands éléments laissant entre eux des méats et des lacunes. On ne peut distinguer dans ce parenchyme aucune différenciation cellulaire ; aucun vaisseau conducteur n'apparaît ni au sommet ni à la base. L'assise externe en contact avec l'albumen est formée d'éléments plus petits, à parois minces et à nombreuses divisions tangentielles et radiales. Par sa position elle apparaît comme une assise nourricière ; c'est elle qui agit sur l'albumen et produit la désorganisation observée dans la zone lamelleuse. L'assise interne (fig. 88) ne se distingue pas du reste du parenchyme. L'amidon, qui fait défaut dans l'albumen, est abondant dans les cotylédons ; les grosses cellules en renferment de nombreux grains. Les granulations graisseuses s'y trouvent également. L'amidon ne peut provenir que de la réserve cellulosique de l'albumen.

Les deux premières feuilles ont une assise externe, accolée fortement à la masse cotylédonaire ; ses cellules s'enfoncent dans les espaces libres et prennent l'aspect de véritables cellules absorbantes sans épaississement externe ni cutinisation. Le parenchyme sous-jacent présente des lacunes ; il est riche en amidon et en gouttelettes graisseuses. Des faisceaux libéro-ligneux avec liber externe et bois interne se reconnaissent dans la profondeur. Ce sont des feuilles normales, sans glandes excrétrices et par suite sans chambres.

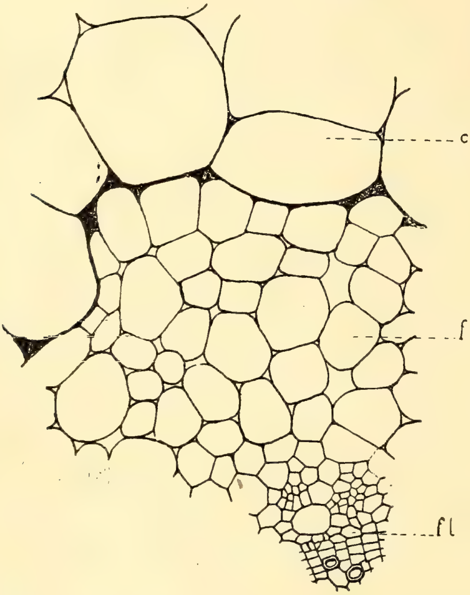


Fig. 88. — Jeune germination de *Lat. clandestina*: *c*, région interne du cotylédon ; *f*, première feuille en contact avec un cotylédon ; *fl*, un faisceau libéro-ligneux. (Grossissement : 185 diamètres.)

Pendant que la racine se développe et va chercher une racine-hôte sur laquelle elle pourra se fixer, l'albumen subvient aux premiers besoins de la plante. Il est assez abondant et assez riche en principes nutritifs pour permettre un développement notable de la racine et de la pousse feuillée. Il ne renferme pas d'amidon, mais il est riche en cellulose, en matières grasses et en substances albuminoïdes. Les matières grasses ne sont-elles pas susceptibles de s'altérer rapidement à l'air ? Et cette altération n'est-elle pas une des causes des insuccès dans les essais de germination ?

Les cotylédons jouent surtout un rôle nourricier. Ils élaborent, aux dépens des réserves, des substances nutritives et en particulier de l'amidon ; ils solubilisent les matières grasses avant de les incorporer. Il n'y a pas simple passage de l'albumen vers le cotylédon ; il y a élaboration ; les mêmes substances peuvent se rencontrer de part et d'autre de la région absorbante, mais elles font défaut dans la zone de passage ;

l'élaboration est manifeste lorsque ce sont des substances différentes de part et d'autre.

Les cotylédons en continuité par leur base avec la racine, en contact intime par leur surface interne avec les premières feuilles cèdent à ces organes la nourriture qu'ils ont élaborée ; les vaisseaux conducteurs n'ont pas de raison d'être. D'ailleurs la durée des cotylédons est faible ; ils se maintiennent sur la face dorsale des premières feuilles jusqu'à ce que celles-ci aient épuisé tous les aliments qui y sont accumulés ; puis ils flétrissent et disparaissent.

V. Conclusions. — Le fruit s'ouvre à maturité et laisse échapper les graines ; elles sont quelquefois projetées à une assez grande distance.

Les conditions de conservation des graines et les conditions de la germination sont encore mal connues.

Les matières de réserve sont renfermées dans l'albumen ; l'amidon fait défaut.

Les réserves sont assez abondantes pour permettre à la racine de se ramifier, de produire des suçoirs au contact d'une racine étrangère et de se nourrir désormais aux dépens de cette dernière.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Je ne reviendrai pas sur les conclusions qu'on pourra lire à la fin de chaque chapitre. Je voudrais, en terminant, dégager de cette étude une vue d'ensemble.

Les deux espèces de *Lathræa* examinées doivent être rangées dans le groupe des holoparasites. A aucun moment, elles ne sont susceptibles de mener une vie indépendante. Il n'y a pas, comme chez les hémiparasites, une phase de vie libre, même de courte durée. L'embryon trouve dans la graine une quantité de nourriture suffisante pour le conduire à un état de développement assez avancé qui lui permet de se fixer sur un autre végétal et de se nourrir à ses dépens. L'amidon, abondant dans tous les organes, constitue une réserve qui peut être utilisée en cas de disette ; il ne semble pas y avoir des périodes bien définies pour l'utilisation de cette réserve, et on ne peut dire que le parasitisme cesse pour autant.

Le parasitisme entraîne souvent une réduction et une dégradation de l'appareil végétatif. Il n'en est rien dans le genre *Lathræa.* Les racines, les tiges sous forme de rhizomes, les feuilles, considérées injustement comme des écailles, sont bien développées, et leur organisation présente la même complexité que chez les autres Phanérogames. Leurs particularités anatomiques sont plutôt une conséquence de la vie souterraine en milieu humide. Si le liège fait défaut sur toute la surface, c'est que dans ce milieu toute couche protectrice est superflue. Des fibres ne se rencontrent ni dans les racines, ni dans les tiges, parce que tout élément de soutien est inutile pour des organes qui restent enfouis dans la terre. Il en résulte que toutes les cellules du parenchyme cortical, en particulier, ne présentent aucune différenciation; elles conservent leur vitalité et sont capables de participer à une régénération.

Le parasitisme aboutit fréquemment à une régression dans l'organisation florale, en même temps qu'à une multiplication du nombre des graines. Ce n'est pas le cas chez les *Lathræa*. Les fleurs sont assez nombreuses, mais leur nombre est en rapport avec le développement de l'appareil végétatif. Le nombre des graines n'est pas non plus excessif. La fleur a conservé sa structure originelle ; c'est le seul organe resté aérien, vraisemblablement parce que de par son organisation elle exige pour sa fécondation l'intervention des insectes. Les graines sont éparpillées; elles assurent la conservation et l'extension de l'espèce.

Le rôle des graines n'est pas aussi important que chez d'autres parasites. L'existence souterraine pour un végétal entraîne généralement une plus grande longévité. Une colonie de *Lathræa* peut persister pendant de longues années ; les parties anciennes se détruisent et se désorganisent pendant que des rameaux nouveaux apparaissent. Le bouturage est facile, comme d'ailleurs chez toutes les plantes pourvues de bulbes et de rhizomes. Un rameau détaché, maintenu dans une terre suffisamment humide, engendre de nouvelles racines, produit de nouveaux suçoirs grâce à ses réserves et devient le point de départ d'une nouvelle souche. C'est là un procédé de multiplication, accidentel il est vrai, mais qui montre comment le rôle de la graine peut se trouver effacé par suite de l'existence souterraine.

La chlorophylle fait défaut; elle n'apparaît dans aucun organe, aucun tissu ne peut en acquérir. On peut considérer l'inaptitude à fabriquer des chloroleucites comme le résultat d'une adaptation à un milieu obscur. La vie souterraine a eu pour conséquence une modification du protoplasma le rendant inapte à produire désormais de la chlorophylle en présence de la lumière.

Toute élaboration de substances alimentaires aux dépens du gaz carbonique est rendue impossible ; il ne peut y avoir assimilation chlorophyllienne ; les deux facteurs indispensables, chlorophylle et lumière, font défaut. La plante est obligée de s'adresser à d'autres sources alimentaires. Elle les trouve dans les organes souterrains des plantes voisines. Elle absorbe sa nourriture par des organes spéciaux, les suçoirs, dont la pointe est recouverte par l'assise pilifère adaptée au rôle de succion. Les suçoirs peuvent se former sur tous les corps étrangers, mais ils n'acquièrent tout leur développement et ne remplissent complètement leur rôle que sur les organes vivants. Ils puisent dans l'hôte : eau, sels minéraux, matières hydrocarbonées et matières azotées. A l'exception de l'eau et des sels, tous ces aliments sont élaborés par le parasite; il n'y a pas simple passage de l'hôte dans le parasite, il y a digestion par ce dernier des aliments rencontrés et non pas recherchés. Le parasite garde son individualité. Il possède en lui l'énergie nécessaire pour opérer toutes les transformations; il dispose à cet effet des diastases appropriées.

L'activité cellulaire s'accompagne toujours d'oxydations. Que l'oxygène provienne de la masse gazeuse incluse dans la terre et pénètre par les stomates, ou que dans ce milieu où les gaz se renouvellent mal une vie partiellement anaérobie soit possible, il y a toujours formation de déchets. Ces résidus ne sont jamais déposés dans les tissus des *Lathræa*; ils sont solubles et éliminés avec l'eau qui a déjà servi de véhicule aux sels minéraux. L'élimination en est assurée par la feuille. C'est déjà un peu le rôle de cet organe chez les végétaux aériens ; ici, la feuille, qui ne peut servir à l'assimilation, s'est adaptée plus spécialement à la fonction d'excrétion. Le rejet des substances inutiles ou nuisibles paraît se faire par l'intermédiaire des glandes. Dans le milieu argileux et résistant, la sortie est facilitée par un retournement de la feuille ; la face inférieure est devenue une face interne ; des plissements ont augmenté l'étendue de la surface excrétrice ; des chambres à parois glandulaires se sont constituées.

En résumé, l'étude du genre *Lathræa* nous montre un exemple de l'adaptation à la vie souterraine d'une plante qui a conservé l'organisation complexe des végétaux phanérogames ; on peut concevoir qu'un parasitisme accidentel et partiel a déterminé l'adaptation au milieu obscur, et que cette adaptation a eu pour conséquences la disparition entière de la chlorophylle et l'obligation d'une vie parasitaire complète.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. D'Abzac de la Douze (1890). — Sur quelques plantes du Périgord (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
2. H. Baillon (1891). — Histoire des Plantes, t. X, Paris.
3. Th. Bondouy (1905). — De la présence de l'émulsine dans le « Lat. squamaria » (*C. R. de la Soc. biol.*).
4. Bowman (1829). — On the parasitical connections of « Lat. squamaria » and the peculiar structure of its subterranean leaves (*Transact. of the Linnean Society*, vol. XVI).
5. F. Caird (1875). — Notes on the structure of the leaves of « Lat. squamaria » (*Trans. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edimburg*, t. XII).
6. Ad. Chatin (1856). — Anatomie du « Lat. squamaria » comparée à celle du « Cland. rectiflora » (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
7. Ad. Chatin (1892). — Anatomie comparée des Végétaux (*Plantes parasites*, 2e édit., Paris).
8. Ad. Chatin (1891). — La Clandestine aux Essarts-le-Roi (S.-et-O.) (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
9. E. Chemin (1819). — Le genre « Lathræa » en Basse-Normandie (*Bull. de la Soc. linn. de Normandie*).
10. D. Clos (1861). — La Clandestine parasite sur le « Crithmun » (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
11. M. Col (1909). — Sur le « Lat. clandestina » parasite de la Vigne dans la Loire-Inférieure (*C. R. Ac. sc.*, 1er sem.).
12. M. Col (1909). — Le « Lat. clandestina » parasite de la Vigne (*As. fr. pour av. des Sciences*, Congrès de Lille).
13. L. Corbière (1893). — Nouvelle flore de Normandie, Caen.
14. H. A. Cummins (1895). — Description of a new « Lathræa » from the eastern Himalaya (*Journ. of the Asiatic Soc. of Bengal*, vol. LXIV).
15. Dingler (1877). — « Lathræa rhodopea » (*Bot. Zeitung*, XXXV).
16. Döll (1864). — Zur Erklarung der Entwicklung und des Baues der « Lat. squamaria » (*Jahresb. des Mannheimer Vereines für Naturkunde*).
17. Duchartre (1843). — Observations anatomiques et organogéniques sur la Clandestine d'Europe « Lathræa clandestina » (*Mém. de l'Acad. des sc.*, t. X).
18. A. Engler und K. Prantl (1891). — Die natürlichen Pfanzenfamilien.
19. Dr H. Faes (1908). — L'Orobanche « Lathræa squamaria » parasite de la Vigne (*Rev. de viticulture*, 1908).
20. Franchet et Savatier (1875). — Enumeratio plantarum Japoniæ, Paris.
21. A. Fraysse (1906). — Contribution à la biologie des plantes parasites (*Thèse de Montpellier*).
22. L. Gautier (1908). — Sur le parasitisme du « Melampyrum pratense » (*Rev. générale de bot.*, t. XX).

23. Gilburt (1880). — On the structure and functions of the scale-leaves of « Lat. squamaria » (*Journ. of the Roy. mic. Soc.*).

24. K. Gobel (1893). — Pflanzenbiologische Schilderungen, zweiter Teil Marburg.

25. K. Gobel (1897). — Morphologische und biologische Bemerkungen (*Flora*).

26. A. Goris (1914). — Localisation et rôle des alcaloïdes et des glucosides chez les végétaux.

27. Granel (1887). — Origine des suçoirs des plantes parasites (*Bull. de la Soc. bot. de France*).

28. Guignard (1906). — Le Haricot à acide cyanhydrique. Étude historique, botanique et chimique. Nouveau procédé pour déceler l'acide cyanhydrique (*Bull. des sc. pharm.*, t. XIII).

29. E. Heinricher (1892). — Biologische Studien an der Gattung «Lathræa» (*Sitzungsb. der kaiserlich. Akad. der Wissensch. Wien.*).

30. E. Heinricher (1893). — Biologische Studien an der Gattung Lathræa (*Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft*, t. XI).

31. E. Heinricher (1894). — Die Keimung von Lathræa (*Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft*).

32. E. Heinricher (1895). — Anatomischer Bau und Leistung der Saugsorgane der Schuppenwurz — Arten Lat. clandestina und Lat. squamaria (*Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, Cohn).

33. E. Heinricher (1898). — Notiz über die Keimung von «Lat. squamaria L.» (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*).

34. E. Heinricher (1899). — Die Lathræa — Arten Japans (*Bot. Centralb.*).

35. E. Heinricher (1899). — Zur Entwicklungsgeschichte einiger grüner Halbschmarotzer (*Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft*, Bd. XVII).

36. E. Heinricher (1900). — Ueber die Arten des Vorkommen von Eiweisskrystallen bei Lathræa und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben (*Pringsheim. Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXV).

37. E. Heinricher (1906). — Ein bemerkenswerter Standort der Lat. squamaria (*Naturwissensch. Zeitschrift für Land und Forstwirtsch*, 4 Jahrg.).

38. E. Heinricher (1909). — De la germination des graines des plantes parasites, en particulier de celles des Rhinanthacées (*Rev. générale de botan.*).

39. M. Hovelacque (1888). — Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées (*Thèse de Paris*).

40. Index Kewensis (1894).

41. Th. Irmisch (1855). — Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora (*Flora*).

42. L. Jost (1888). — Compt. rend. analyt. et crit. des travaux de Kerner et Wettstein et de Scherffel (*Bot. Zeitung*, p. 425).

43. Kerner et Wettstein (1886). — Die rhizopodoiden Verdauungsorgane thierfangenden Pflanzen (*Sitzungsberichte der kaiserlichen Akad. der Wissensch. Wien*).

44. H. Krause (1879). — Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von Lathræa squamaria (*Inaug. Dissert*, Breslau).

45. J.-B. de Lamarck et A.-P. de Candolle (1806). — Synopsis plantarum.

46. J.-B. de Lamarck et A.-P. de Candolle (1815). — Flore française, 3e édition.

47. Leclerc du Sablon (1887). — Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (*An. des Sc. nat.*).

48. Leclerc du Sablon (1888). — Sur les poils radicaux des Rhinanthacées (*Bull. de la Soc. bot. de France*).

49. Ch. Le Gendre (1904). — Genre Lathræa (*Rev. scient. du Limousin*).

50. A.-L. Letacq (1904). — Le « Lat. clandestina » dans le parc de Viantais à Bellou-s.-Huisne (Orne) (*Bull. de la Soc. des Sc. nat. de Rouen*).

51. O. Lignier (1889). — Observations biologiques sur le parasitisme du « Thesium divaricatum var. humifusum » (*Bull. de la Soc. lin. de Normandie*, 4e sér., t. III).

52. Ch. Linné (1778). — Genera Plantarum, Francfort.

53. Ch. Linné (1779). — Systema Plantarum, Francfort.

54. P. Marsais (1909). — La Clandestine parasite des Vignes (*Rev. de viticulture*, 3 juin 1909).

55. P. Marsais (1910). — Les « Lathræa » et la Vigne (*Rev. de viticulture*, 17 fév. 1910).

56. De Martrin-Donos (1864). — Florule du Tarn, Paris.

57. Massee (1886). — On the structure and functions of the subterranean parts of Lat. squamaria (*Journal of Botany*, vol. XXIV).

58. Meyen (1829). — Ueber das Herauswachsen parasitischer. Gewachse aus den Wurzel anderer Pflanzen (*Flora*).

59. Meyen (1830). — Phytotomie, Berlin.

60. Meyen (1837). — Ueber die Secretionsorgane des Pflanzen, Berlin.

61. M. Mirande (1901). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Cuscutacées (*Bull. scient. du Nord de la France et de la Belgique*).

62. M. Montel (1895). — Plantes des cantons de Saint-Gervais d'Auvergne et de Pontaumur (*Bull. de la Soc. bot. de France*).

63. Peirce (1893). — On the structure of the Haustoria of Phanerogam parasites (*Annals of Botany*, vol. VII).

64. A. Pitra (1861). — Ueber die Anheftungsweise einiger Phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanzen (*Bot. Zeitung*).

65. A. de Rochebrune (1862). — Recherches sur la « Clandestina rectiflora » (*Bull. de la Soc. bot. de France*).

66. G. Rouy (1909). — Flore de France, t. XI, Paris.

67. W. Russel (1904). — Sur la migration des glucosides chez les végétaux (*C. R. Acad. sc.*, 2e sem.).

68. Von Schacht (1854). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Berlin.

69. Scherffel (1888). — Die Drüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von « Lathræa squamaria » (*Mittheil. des botanischen Institutes zu Gräz*. Heft II).

70. Schnetzler (1881). — Sur la végétation du « Lathræa squamaria » (*Archives des sc. physiques et naturelles*, Genève).

71. Sernander, Rutger (1901). — Den Scandinaviska vegetationens spridningsbiologi (*Bot. Centralbl.*, Bd. LXXXVIII).

72. H. de Solms-Laubach (1865). — De Lathræarum positione systematica (*Inaug. Dissert.*, Berlin).

73. H. de Solms-Laubach (1867). — Ueber den Bau und Entwickelung der Ernahrungsorgane parasitischer Phanerogamen, Pringsheim, t. VI.

74. G. Stenzel (1871). — Ueber die Blatter des Schuppenwurz « Lat. squamaria » (*Bot. Zeitung*).

75. Tournefort (1700). — Institutiones Rei Herbariæ, Paris.

76. Unger (1840). — Beiträge zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen (*Annal du Muséum des sc. nat. de Vienne*).

77. Viala (1893). — Les maladies de la Vigne.

78. Zimmermann (1896). — Die Morphologie und Physiologie des pflanzichen Zellkernes : E. Proteinkrystalloïde, Iéna.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction.... 125

CHAPITRE PREMIER. — Caractères génériques et spécifiques ; place dans la classification.... 129

CHAPITRE II. — La racine.

I. *Lathræa clandestina*.... 136
II. *Lathræa squamaria*.... 142
III. Conclusions.... 146

CHAPITRE III. — Les suçoirs.

A. *Lathræa clandestina*.... 148
I. Aspect extérieur.... 149
II. Structure anatomique.... 151
III. Origine et développement.... 160
IV. Implantation dans l'hôte.... 170
V. Nutrition du suçoir.... 194
VI. Réaction de l'hôte.... 204
B. *Lathræa squamaria*.... 216
C. Conclusions.... 228

CHAPITRE IV. — Les écailles et leurs fonctions.

I. Historique.... 231
II. Aspect extérieur.... 233
III. Structure.... 235
IV. Glandes.... 238
V. Rôle des écailles.... 242
VI. Conclusions.... 256

CHAPITRE V. — Graine et germination.

I. Déhiscence du fruit.... 257
II. Graine.... 258
III. Essais de germination.... 258
IV. Un stade du développement germinatif.... 261
V. Conclusions.... 265

Conclusion générale.... 266

Index bibliographique.... 269

Table des matières.... 272

MASSON ET C^IE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VI^e ARR.

COLLECTION
“ LES LEÇONS DE LA GUERRE ”

Les ouvrages de cette Collection ne sont pas des « Livres de Guerre ». Consacrés à l'étude de la situation actuelle, ils ont pour but essentiel de présenter au grand public cultivé les données générales qui doivent guider notre effort de **restauration nationale.**

La guerre pèse trop lourdement sur nous pour que, par lassitude, nous puissions en oublier les leçons; la situation du monde entier est trop incertaine pour que, par légèreté, nous négligions les conseils d'une formidable expérience. Le retour au passé nonchalant est impossible et nous ne recueillerons les fruits de la victoire que si nous savons comprendre les situations nouvelles, agir selon les directives exactes et des méthodes rigoureuses.

L'autorité des écrivains qui, dans cet esprit, ont bien voulu résumer leur science et leur expérience, est un sûr garant de l'intérêt des volumes de cette Collection.

Viennent de paraître (Juin 1920) :

Les Leçons militaires de la guerre, par le commandant breveté BOUVARD, préface par le maréchal PÉTAIN. — 1 volume de 320 pages ... **9** fr. *net.*

L'Industrie française. — L'œuvre d'hier, l'effort de demain, par LÉON GUILLET, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers et à l'École Centrale, directeur des Études techniques au ministère du Commerce et de l'Industrie, et JEAN DURAND, professeur suppléant à l'École Centrale. — 1 volume de 284 pages, avec 38 figures.. **9** fr. *net.*

Alimentation et Ravitaillement, par R. LEGENDRE, docteur ès sciences, préface par Ch. RICHET, membre de l'Institut. — 1 volume de 327 pages..... **8** fr. *net.*

L'Aéronautique. — Hier, Demain, par le commandant ORTHLIEB, préface par le commandant VATEAU. — 1 volume de 292 pages .... **9** fr. *net.*

Marine et guerre navale, par le capitaine de frégate J. VASCHALDE, préface par JULES CELS, ancien sous-secrétaire d'État à la Marine de guerre, vice-président de la Commission de la marine militaire à la Chambre des députés. — 1 volume de 326 pages .... **9** fr. *net.*

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Évolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones, par MAURICE LENOIR........................ 1

Observations anatomiques et biologiques sur le genre “ Lathræa ”, par E. CHEMIN................................ 125

1331-16. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.

90e ANNÉE. — Xe SÉRIE T. II. N° 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME II. — N° 6

Smithsonian Institution
SEP 25 1920
National Museum

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1920

Ce fascicule a été publié en juillet 1920.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	450 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	450 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905 à 1917).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume.............. 20 fr.
22 volumes.................................. 440 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.............. 60 fr.

Le Numéro : 15 fr.

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES
SUR LA
FORMATION DES GRAISSES
AU COURS DE LA
MATURATION DES GRAINES ET FRUITS OLÉAGINEUX
ET SUR
L'UTILISATION DES GRAISSES
AU COURS
DE LA GERMINATION

Par Émile-F. TERROINE

C'est grâce à l'accumulation des réserves que l'organisme peut se rendre, dans une certaine mesure, indépendant des conditions extérieures, qu'il peut en particulier déjouer le péril dont le menace à tout moment la précarité alimentaire. Animal n'ayant aucun aliment à sa portée, végétal à l'état de graine et ne pouvant rien emprunter au dehors peuvent cependant survivre un temps suffisamment long, attendre l'apparition de nouvelles conditions favorables à leur vie et à leur développement, en utilisant les réserves préalablement accumulées. Animal et végétal font d'ailleurs appel aux mêmes substances, hydrates de carbone et graisses, avec prédominance marquée suivant les espèces, tantôt de l'une, tantôt de l'autre.

On comprend ainsi tout l'intérêt qu'ont toujours marqué les physiologistes à la connaissance des processus qui aboutissent à la constitution des réserves aussi bien qu'à ceux qui président à leur utilisation. En particulier, la formation des graisses, élément primordial de réserve chez les homéothermes, et leur combustion ont été l'objet d'innombrables travaux.

Et, bien que ces phénomènes soient loin d'être complètement connus, néanmoins des acquisitions nombreuses et sûres ont été faites dans ce domaine de la physiologie animale.

Bien qu'il y ait un intérêt scientifique et pratique au moins aussi important à la connaissance des mêmes processus chez les végétaux, la somme des données acquises est beaucoup moindre en physiologie végétale. Il nous a paru qu'il y aurait cependant un vif intérêt à grouper ces données, à ordonner les faits connus afin de voir si l'on en peut dégager une conception du mécanisme de la formation et de l'utilisation des graisses chez les végétaux et aussi afin de préciser comment se posent les nombreuses questions qui restent à soumettre au contrôle expérimental.

Bien que la présence de corps gras chez tous les végétaux paraisse incontestable, quoique certains organismes inférieurs, — bactéries, levures, — soient capables de réaliser une synthèse active des corps gras, il nous a semblé qu'il y avait intérêt à faire porter avant tout notre étude sur les cas où formation et utilisation constituent de très gros phénomènes. Et c'est pourquoi nous avons limité notre examen à la considération des phénomènes compris soit dans la maturation des graines et fruits oléagineux, soit dans la germination de ces mêmes graines.

Avant d'entrer dans l'exposé même du sujet, il convient de formuler une fois pour toutes, — car nous serions sans cela obligé d'y revenir pour chaque travail, — une critique générale des méthodes de recherches employées.

Qu'il s'agisse de lipogenèse ou de lipolyse, on peut dire que tous les auteurs, — à la seule exception de Scurti et ses collaborateurs dont la technique est meilleure, — ont évalué les corps gras par la simple pesée de l'extrait éthéré total du végétal ou de l'organe considéré; extrait éthéré obtenu d'ailleurs dans des conditions plus ou moins bien appropriées et après une dessiccation plus ou moins complète des matières brutes à extraire.

D'autre part, c'est sur cet extrait global qu'on recherche les constantes caractéristiques des corps gras : indice de saponification, indice d'iode, indice d'acidité, valeur acétyle, indice de Reichert, etc., etc...

Nous n'avons pas à revenir ici sur la remarquable critique qu'ont faite KUMAGAWA et ses élèves des diverses méthodes de dosage des graisses ; mais ce sur quoi il nous faut insister, c'est sur le fait que l'extrait éthéré est bien loin de renfermer la totalité des matières grasses et qu'en outre il contient quantité de substances autres que des graisses. Et il ne s'agit pas ici d'erreurs minimes. Les recherches minutieuses poursuivies par INABA sur quelques aliments montrent que l'erreur de la méthode d'extraction éthérée (SOXHLET) par rapport à la méthode de saponification directe (KUMAGAWA-SUTO) peut atteindre, dans le cas de diverses substances d'origine végétale, — farines de Riz, de Pomme de terre, de Blé, d'Orge, etc., — 96,32 p. 100 ; elle est le plus souvent d'environ 75 p. 100.

Toutes les valeurs relatives à la quantité de corps gras contenue dans un végétal ou un organe et consignées dans la présente étude doivent donc être soumises à revision. Les recherches nouvelles devront faire appel à des méthodes telles que celles de KUMAGAWA, qui ne donnent uniquement que les acides gras.

D'autre part, du fait même que l'éther entraîne bien d'autres corps que des graisses, il s'ensuit que les opérations ayant pour but de caractériser les corps gras par la valeur des indices de l'extrait éthéré sont entachées d'erreur. Rien ne permet, en effet, d'affirmer *a priori* que les réactifs employés restent inactifs vis-à-vis des impuretés qui voisinent à côté des corps gras dans l'extrait éthéré. Et par conséquent, ici encore, les valeurs rapportées dans notre étude devront être revisées ; les déterminations nouvelles devront être faites non sur un extrait éthéré brut, mais sur un mélange d'acides gras débarrassés de toute impureté.

C'est sous réserve de cette critique que nous allons maintenant examiner les travaux des chercheurs préoccupés de la physiologie végétale des graisses.

PREMIÈRE PARTIE

DE LA FORMATION DES CORPS GRAS DANS LES GRAINES ET LES FRUITS OLÉAGINEUX

Chez toutes les plantes oléagineuses, les graisses de la graine représentent une réserve considérable ; des graines comme celles de Ricin, de Noix, d'Œillette, de Colza, de Lin, etc., renferment des quantités énormes de matières grasses. Et ces corps jouent un rôle capital dans l'organisme, puisque c'est à leurs dépens que le végétal pourra s'entretenir et se développer pendant toute la période de la germination.

Il n'en est pas de même pour les fruits tels que l'Olive, dont les matières grasses accumulées dans la pulpe ne seront d'aucune utilité pour le végétal producteur ou sa descendance. Un point de vue finaliste a fait imaginer à quelques-uns que, grâce à cette réserve alimentaire, les fruits tombés sur le sol sont volontiers ingérés par les animaux. Ces animaux transitent alors les graines dans leur tube digestif, vont les répandre au loin avec les matières fécales ; il en résulte ainsi une dispersion favorable au maintien de l'espèce végétale productrice du fruit gras. Il nous paraît inutile de nous arrêter longuement sur cette manière de voir. Au surplus, on comprend mal, même dans cette hypothèse, la nécessité du travail supplémentaire que s'impose la plante pour former des matières grasses au lieu d'accumuler tout simplement les substances sucrées dont elle est productrice par le fait de son activité chlorophyllienne.

D'autres ont vu, sans d'ailleurs apporter aucune preuve expérimentale précise, dans cette accumulation dans le fruit d'une graisse définitivement perdue pour le végétal, le résultat d'une fonction excrétrice de la plante.

Quoi qu'il en soit des causes profondes de la formation des graisses, il n'en reste pas moins que, dans la graine comme dans le fruit, c'est un phénomène quantitativement fort important, et cela indépendamment bien entendu de toute idée finaliste sur l'utilité de cette production pour l'alimentation animale. Et cependant, sur le mécanisme de la formation de ces corps gras, nos informations sont des plus minimes. On admet bien assez généralement, comme nous l'allons voir tout à l'heure et quoiqu'une démonstration irréfutable n'ait point été apportée, que les graisses se forment aux dépens des hydrates de carbone, mais on peut répéter ici avec beaucoup plus de force que ne le fait Leathes envisageant le même problème pour la physiologie animale que *the chemical changes involved are fascinating in their obscurity.* A n'en pas douter, des recherches nombreuses et minutieuses sont encore indispensables pour projeter quelque lumière sur ces mécanismes.

Le problème de la présence des corps gras neutres dans la graine et dans le fruit mûrs nous paraît présenter trois questions précises à résoudre : *ou, quand et comment ces corps gras sont-ils formés ?* Les corps gras étant des éthers dont les antécédents immédiats, les constituants sont les acides gras et la glycérine, c'est dire que nous aurons à étudier successivement :

1° Le lieu de la formation des graisses ;

2° La marche de l'enrichissement en graisse des formations oléagineuses, fruits et graines ;

3° Le mécanisme de la formation des constituants des corps gras, acides gras et glycérine ;

4° Le mécanisme de la synthèse des graisses neutres à partir de leurs constituants.

I

LIEU DE FORMATION DES GRAISSES

La matière grasse est-elle formée dans le fruit ou la graine sur place, ou bien au contraire est-elle élaborée dans un autre organe de la plante et simplement mise en réserve par l'organe oléifère ?

S'il s'agissait d'un simple transport, on devrait trouver au moins en quantités significatives dans l'organe d'élaboration et de synthèse du végétal, la feuille, une huile possédant les mêmes propriétés que celles de la graine ou du fruit, et on devrait observer une variation parallèle en sens et en grandeur de ces quantités avec la variation observée dans le fruit ou la feuille. Or il n'en est rien. FUNARO montre que l'extrait éthéré préparé à partir des feuilles de l'Olivier diffère profondément par ses propriétés chimiques et par ses caractères physiques de celui qu'on peut retirer du fruit. ROUSILLE ne peut mettre en évidence aucune migration des matières grasses de la feuille vers le fruit. De multiples observations établissent, en outre, que l'extrait éthéré de la feuille reste quantitativement constant pendant toute la maturation du fruit.

Par ailleurs, les observations histologiques de HARZ l'amènent à mettre en évidence des cellules sécrétrices situées au voisinage des cellules chlorophylliennes et élaborant les corps gras.

Enfin PFEFFER constate que des graines de *Paeonia* séparées de la plante avant leur maturité et abandonnées à l'air à un moment où elles ne contiennent pas encore de graisses en renferment après un certain temps.

Tout concorde donc pour faire admettre qu'il n'y a pas transport vers le fruit ou la graine d'une matière grasse élaborée ailleurs, mais bien formation *in situ* de cette matière.

II

MARCHE DE L'ENRICHISSEMENT EN GRAISSE DES FORMATIONS OLÉAGINEUSES : FRUITS ET GRAINES

Pas plus dans la graine que dans le fruit, la marche de l'enrichissement en corps gras n'est régulière. Les graisses ou leurs constituants immédiats ne sont présents ni dans la graine ni dans le fruit lors de l'apparition de ces organes ou dans la première phase de leur développement. Graine et fruit se constituent tout d'abord avec des matières protéiques, des hydrates de carbone, des matières minérales ; les graisses n'apparaissent qu'après un certain temps. A ce moment, d'ailleurs, il semble que les autres constituants cessent de s'accroître et que leur teneur reste sensiblement constante. Si, en effet, on détermine, comme l'ont fait SCURTI et TOMMASI au cours du développement de l'Olive, les teneurs en substances protéiques, en cellulose, en pentosanes, en cendres de la pulpe après l'avoir débarrassée des corps gras, on constate que ces teneurs se maintiennent à peu près constantes depuis le moment où la graisse fait son apparition dans le fruit jusqu'à la maturité. On est ainsi amené à concevoir, avec SCURTI et TOMMASI, l'existence de deux phases bien distinctes : la première, de développement rapide, mais sans formation de matière grasse ; la seconde, au cours de laquelle la matière grasse envahit la formation primitive. Mais ce dépôt de graisse ne se poursuit pas suivant une vitesse régulière, continue. Peu de temps après leur apparition, les graisses augmentent très rapidement jusqu'à un certain taux ; puis la teneur ne croît plus que lentement jusqu'à la fin de la maturation ; à ce moment, on observe fréquemment, surtout dans le fruit, une légère diminution de la matière grasse.

La marche de l'engraissement de la graine ou du fruit paraît donc présenter quatre périodes ; il convient d'étudier avec plus de précision cette progression.

Première période. — Dans la pulpe de l'Olive, la graisse ne commence à s'accumuler d'une manière significative qu'après que le noyau a cessé de s'accroître. DE LUCA examine le 12 août des Olives dont le noyau pèse $0^{gr},167$ et constate que la pulpe ne renferme à ce moment que 4,3 p. 100 de matières solubles dans le sulfure de carbure ; le 9 septembre, le noyau atteint un poids de $0^{gr},395$ qui ne se modifiera plus sensiblement dans la suite ; pendant ce temps, la teneur en huile s'est élevée à 14,8 p. 100, et c'est à partir de ce moment, comme nous le verrons plus loin, que l'accumulation grasse va se poursuivre avec plus de rapidité. Tous les observateurs subséquents ont confirmé dans l'ensemble les résultats des recherches déjà anciennes de DE LUCA.

Dans des Olives parfaitement formées et récoltées le 30 juin, ROUSILLE ne décèle que 1,397 p. 100 de graisse, et pendant un mois encore l'accumulation ne se fait qu'avec une extrême lenteur, puisqu'elle n'atteint que 5,490 p. 100 le 30 juillet. FUNARO retrouve le retard de la formation de la pulpe sur celle du noyau. SCURTI et TOMMASI, sur les variétés *Morella* et *Rossola* de la province de Rome, ne trouvent dans des fruits parfaitement formés le 3 août que 3,66 et 4,62 p. 100 d'extrait éthéré et notent une lente augmentation de la valeur de cet extrait jusqu'au 18 août, époque à laquelle il atteint alors respectivement pour chaque variété considérée 5,44 et 7,18 ; la formation de la graisse dans le fruit du Troène (*Ligustrum japonicum*) suit une progression semblable. D'anciennes observations histologiques de HARZ (1870) sont en plein accord avec les données chimiques. HARZ note expressément, en effet, que les jeunes fruits de l'Olivier ne contiennent pas de matière grasse, fait que corroborent les travaux plus récents de HARTWICH et ULMANN.

Les mêmes faits s'observent au cours du développement des graines oléagineuses. Chez le Lin (*L. usitatissimum*), on ne trouve que fort peu de corps gras pendant les deux premières semaines qui suivent la formation de la graine (IVANOW). Chez l'Amande, depuis la fin de mars, date de formation de la graine, jusqu'à la fin juin, l'huile ne peut être décelée qu'à l'état de traces; elle n'apparaît en quantité suffisante pour pouvoir être dosée qu'au début de juillet (VALLÉE); encore faut-il ajouter que, pendant un certain temps après son apparition, la matière grasse de l'Amande ne croît que fort lentement. LECLERC DU SABLON la voit passer de 2 p. 100 le 9 juin à 10 p. 100 le 4 juillet. La Noix, alors qu'elle a atteint au commencement de juillet sa dimension définitive, présente un albumen abondant, de consistance gélatineuse et ne contenant pas de graisse (LECLERC DU SABLON). A l'examen histologique, l'huile ne peut être révélée dans l'albumen du Ricin qu'après la mise en réserve des albuminoïdes; il en est de même de la graine de Noyer, dont la cavité de l'albumen est tout d'abord remplie par un liquide sucré auquel viennent s'adjoindre les réserves albuminoïdes et seulement en dernier lieu les graisses (MESNARD).

Deuxième période. — La pulpe de l'Olive, dont le noyau a atteint son volume et son poids définitif, voit augmenter son taux de matières grasses ou, pour exprimer plus exactement les faits expérimentaux, le taux de ses substances solubles dans l'éther ou le sulfure de carbone. Cet accroissement rapide a été noté par tous les observateurs. DE LUCA nous montre une teneur en matières solubles dans le sulfure de carbone de 62,3 p. 100 le 2 octobre, alors qu'elle n'était que de 7,9 p. 100 le 31 juillet ; ROUSILLE voit la matière grasse passer de 5,490 p. 100 le 30 juillet à 29,190 p. 100 le 30 août et 62,304 p. 100 le 30 septembre ; SCURTI et TOMMASI constatent que l'extrait éthéré s'est élevé du 10 août au 18 septembre de 5,44 à 21,61 p. 100 chez la variété *Morella*, de 7,18 à 24,52 p. 100 chez la variété *Rossola*.

Mêmes faits dans le cas des graines. LECLERC DU SABLON constate que l'Amande qui renfermait 10 p. 100 de substances solubles dans l'éther le 4 juillet en contient 44 p. 100 le 1er septembre ; VALLÉE observe une croissance du même ordre, la teneur en corps gras s'élevant de 14,35 p. 100 le 25 juillet à 54,19 p. 100 le 1er octobre. Chez la Noix, alors que LECLERC DU SABLON n'observe, entre le 3 juillet et le 1er août, qu'une augmentation d'huile de 3 à 16 p. 100, la teneur monte très rapidement ensuite pour atteindre 42 p. 100 le 15 août et 59 p. 100 le 1er septembre. Dans la graine de *Juglans nigra*, MAC CLENAHAN voit le taux des graisses passer de 7,70 p. 100 le 24 juillet à 30,35 le 31 juillet et 53,66 le 21 août. IVANON, qui a plus récemment insisté sur l'existence de cette phase d'engraissement rapide, montre la graine de Lin s'enrichissant seulement de 4,37 à 11 p. 100 en matières grasses au début de sa maturation, entre le 5 et le 18 juillet, passer rapidement entre le 28 et le 3 août à 32,5 p. 100 ; il rapporte d'ailleurs des phénomènes analogues pour le Colza, le Pavot et le Chanvre.

Troisième période. — A la période d'augmentation rapide succède un accroissement beaucoup plus lent, parfois à peine sensible.

Ayant atteint 62,3 p. 100 le 2 octobre, les Olives examinées par De Luca n'en contiennent encore que 64,3 p. 100 le 6 novembre, 63,4 p. 100 le 1er janvier ; elles passent à 77 p. 100 le 12 février. Les variétés *Morella* et *Rossola* ayant atteint l'une 24,52 p. 100 et l'autre 24,61 p. 100 le 18 septembre, passent à 28,04 et 32,45 le 5 octobre, 28,60 et 32,28 le 20 octobre, 37,15 et 38,12 le 5 novembre (Scurti et Tommasi). Le fruit du Troène ne modifie plus sa teneur en corps gras entre le 5 novembre et le 31 décembre : 15,13 contre 15,01 (Scurti et Tommasi).

Dans les derniers mois de la maturation, entre le 1er septembre et le 4 octobre, l'huile n'acuse dans la Noix qu'une augmentation à peine sensible, de 59 à 62 p. 100. Même fait chez l'Amande, dont le taux varie de 44 à 46 p. 100 pendant la même période (Leclerc du Sablon).

Chez le Lin, les graines contiennent 37,2 p. 100 de matières grasses le 28 août et n'atteignent à leur maturité, le 1er octobre, que 41,9 p. 100; chez le Colza, la variation entre le 8 août et le 25 octobre est à peine marquée, de 48,33 à 49,94 ; chez le Pavot, la teneur en graisse ne s'élève, pendant les derniers stades de la maturation, que de 43,4 à 48,5 (Ivanow).

Quatrième période. — C'est surtout dans le fruit de l'Olivier et non chez les graines qu'ont été relevées des diminutions de substance grasse à la fin de la maturation. De Luca avait déjà appelé l'attention sur ce phénomène. Rousille observe qu'après avoir atteint, le 30 septembre, un taux de 62,304 p. 100, les fruits de l'arbre qu'il étudie ne renferment plus que 51,688 p. 100 le 30 octobre et 50,198 le 15 novembre. Hartwich et Ullmann ont confirmé la réalité du fait et noté un abaissement de 30,10 p. 100 à 25,67 p. 100 entre le 16 janvier et le 15 février.

Une seule observation de même sens a été apportée dans le cas des graines ; encore y a-t-il lieu de faire observer qu'il ne s'agit pas d'une graine vraiment oléagineuse : chez *Lychnis Githago*, la teneur en graisse s'abaisse de 14,9 chez la graine jeune, blanche, à 6,77 chez la graine mûre (Korsakow).

Les faits observés établissent donc incontestablement l'existence de périodes distinctes, bien marquées, pendant le cours de l'enrichissement des graines et fruits oléagineux en matières grasses ;

Une *période prémonitoire*, pendant laquelle l'organe se développe jusqu'à atteindre une dimension très voisine de sa dimension normale, mais n'accumule que peu ou pas de matière grasse ;

Une *période d'augment* pendant laquelle graine ou fruit remplissent très rapidement leurs tissus de matières grasses, dont le taux atteint une valeur très voisine de sa valeur maximum ;

Une *période d'état*, parfois assez longue, pouvant atteindre plusieurs mois, pendant laquelle le taux de la matière grasse reste stationnaire ou n'augmente que fort légèrement ;

Une *période de régression* qui paraît bien n'exister que chez le fruit et non chez la graine et pendant laquelle on observe une diminution des matières grasses qui, sans être considérable, peut cependant être sensible.

III

LE MÉCANISME DE LA FORMATION DES CONSTITUANTS DES CORPS GRAS : GLYCÉRINE ET ACIDES GRAS

§ A. — Glycérine.

Sur la formation de la glycérine qui participe à la constitution des corps gras de la graine ou du fruit, nous ne possédons aucune donnée expérimentale. C'est là un fait qui n'étonnera pas si l'on veut bien se rappeler que la glycérine elle-même n'a jamais pu être isolée avec certitude au cours de la maturation des graines ou des fruits des plantes oléagineuses ; aussi comprend-on à plus forte raison qu'on n'ait pu mettre en évidence ses précurseurs.

Toutefois les connaissances acquises tant dans l'étude de la glycolyse dans le sang que dans celles de la transformation du glucose au cours de la fermentation alcoolique nous permettent-elles tout au moins de concevoir assez logiquement le mécanisme de la formation de la glycérine. On sait qu'au cours de la fermentation alcoolique il se forme des traces de glycérine; on admet par ailleurs que la combustion, la dégradation du glucose dans l'organisme animal se fait en passant par un stade glycérose et très vraisemblablement de dioxyacétone. D'autre part, EMBDEN a montré la transformation par la perfusion hépatique de l'aldéhyde glycérique en glycérine. On a donc tout lieu de penser avec FISCHER que le glucose, produit primitif de l'activité végétale, est transformé en un glycérose, — dioxyacétone ou aldéhyde glycérique, — lequel donne naissance à la glycérine.

Mais, pour vraisemblable que soit cette conception, il convient de retenir qu'elle n'est encore rien de plus qu'une hypothèse intéressante à soumettre au contrôle expérimental.

§ B. — Acides gras.

Trois hypothèses principales ont été formulées pour expliquer la formation des acides gras. Les chercheurs étant unanimes à admettre la formation sur place et non l'élaboration par d'autres organes de la plante, toutes les hypothèses s'accordent à rechercher simplement aux dépens de quels corps préalablement formés ou constamment apportés la matière grasse prend naissance. Il en résulte que ces hypothèses ne diffèrent entre elles que par la nature de la substance à laquelle elles assignent la propriété d'être transformées en graisses : pour l'une, c'est la mannite qui jouit de cette propriété ; pour l'autre, c'est l'ensemble des hydrates de carbone qui résultent de l'assimilation chlorophyllienne, glucose, saccharose, amidon ; pour la dernière, ce sont des alcools, à poids moléculaire élevé, analogues à ceux qui entrent dans la constitution des cires. Examinons successivement à la lumière des faits expérimentaux la valeur de ces trois hypothèses.

1° LES ACIDES GRAS SONT FORMÉS AUX DÉPENS DE LA MANNITE. — L'idée de la formation des acides gras aux dépens de la mannite a été formulée par DE LUCA pour expliquer la formation de l'huile dans l'Olive. DE LUCA décèle la présence de mannite dans les Olives et cela en quantité abondante lorsque le fruit est à peine formé, en forte proportion dans les Olives vertes; par contre, la mannite n'existe plus dans le fruit mur. Dans la feuille elle augmente de novembre (0,43 p. 100) à janvier (0,84 p. 100) et diminue considérablement ensuite jusqu'en avril (0,04 p. 100). De Luca croit que ce corps, formé dans la feuille, afflue constamment vers le fruit et s'y transforme en corps gras.

Gerber apporte à l'appui de cette hypothèse les résultats de ses recherches sur les variations du quotient respiratoire pendant la maturation. A l'époque même où De Luca observe la disparition de la mannite dans le fruit et la formation de matière grasse, Gerber constate que le quotient respiratoire est supérieur à l'unité. Or, comme ce fait ne peut s'expliquer ni par la combustion d'acides citrique, malique ou tartrique, corps que l'Olive ne contient pas, ni par une formation d'alcool, Gerber en voit la cause dans la transformation, suivant une formule donnée par Gautier, de la mannite en graisse :

$$11\ \underset{\text{Mannite}}{C^6H^{14}O^6} = \underset{\substack{\text{Margaro-}\\ \text{oléine.}}}{C^{51}H^{94}O^6} + 30\ H^2O + 15\ CO^2$$

Si intéressant soit le fait avancé par Gerber, comme nous aurons l'occasion de le voir plus loin, il ne prouve rien en faveur d'une transformation de la mannite. Toute transformation d'hydrate de carbone, quel qu'il soit, en graisse entraîne l'apparition d'un quotient respiratoire supérieur à l'unité, comme le font remarquer Hartwich et Ulmann. C'est là au surplus un fait bien connu en physiologie animale, depuis les travaux de Richet et Hanriot.

D'autre part, les observations ultérieures n'ont pas confirmé les indications de De Luca. Hartwich et Ulmann n'ont pu réussir à isoler la mannite de l'Olive ; Funaro n'en trouve dans la feuille que de très petites quantités : 1,66 p. 100 en novembre, 1,36 p. 100 en décembre, 1,50 p. 100 en février ; il n'en décèle dans le fruit qu'à une époque où de grosses quantités de matières grasses sont déjà présentes. Il ne paraît donc pas qu'elle soit primitive, mais bien qu'il y ait lieu de la considérer, avec Funaro, comme un produit de transformation des hydrates de carbone.

L'hypothèse de la formation des graisses à partir de la mannite ne repose donc pas sur des faits solidement établis ; elle ne paraît pas à retenir.

2° LES ACIDES GRAS SONT FORMÉS AUX DÉPENS D'HYDRATES DE CARBONE : GLUCOSE, SACCHAROSE, AMIDON. — Le fait depuis longtemps incontesté, bien qu'on n'en connaisse point encore à beaucoup près le mécanisme intime dans tous ses détails, de la formation des corps gras dans l'organisme animal aux dépens des hydrates de carbone explique le crédit accordé à l'hypothèse d'un même mécanisme chez le végétal. Mais il va de soi qu'on ne saurait se contenter d'un raisonnement par analogie et que la conviction ne peut être établie que par examen de preuves directes.

Trois catégories bien distinctes d'arguments ont été fournies en faveur de la doctrine qui donne aux graisses les hydrates de carbone comme antécédents :

a. Au cours de la maturation, il y a concomitance entre l'enrichissement en graisses et l'appauvrissement en hydrates de carbone ;

b. Pendant la période active de l'engraissement, le quotient respiratoire est supérieur à l'unité ;

c. La formation des graisses peut se poursuivre dans une graine non mûre séparée de la plante.

Étudions-les successivement.

A. *Concomitance entre l'enrichissement en graisses et l'appauvrissement en hydrates de carbone.* — Tous les chercheurs semblent bien être d'accord pour admettre que, au cours de ce que nous avons appelé la phase prémonitoire de la maturation de la graine ou du fruit, s'il n'y a pas de matières grasses, par contre il y a accumulation d'hydrates de carbone : glucose, saccharose, amidon.

Au moment où l'huile fait son apparition dans l'Amande, la graine contient 6 p. 100 de glucose, 6,7 p. 100 de saccharose, 21,6 p. 100 d'amyloses (LECLERC DU SABLON) ; les graines claires et fluides de Colza quelques jours après leur formation renferment 6,7572 p. 100 de glucose (IVANOW).

D'autre part, il y a également unanimité pour admettre qu'au fur et à mesure qu'augmente le pourcentage des graisses, celui des amyloses, du saccharose, du glucose diminue très rapidement, ce dernier disparaissant le plus souvent en totalité.

C'est là un ensemble de faits qui ressort très nettement du tableau I, dans lequel nous avons relevé les variations des hydrates de carbone et des graisses consignées dans les principales études faites sur ce sujet.

TABLEAU I

Variations simultanées des graisses et des hydrates de carbone au cours de la maturation des graines oléagineuses.

NOIX
(D'après Leclerc du Sablon).

Dates	Teneur en huile p. 100.	Glucose p. 100.	Saccharose p. 100.
6 juillet . .	3	7,6	0,0
1er août. .	16	2,4	0,5
15 — . .	49	0,0	0,6
1er sept . .	52	0,0	0,8
4 octobre.	62	0,0	1,6

COLZA
(D'après Ivanow).

Dates.	Teneur en huile p. 100.	Glucose p. 100.	Saccharose p. 100.
7 juillet . .	10,017	6,7572	»
25 — . .	37,55	2,313	4,345
8 août. . . .	48,33	Traces.	1,1908
25 —	49,94	0,00	»

AMANDE
(D'après Leclerc du Sablon).

Dates.	Huile p. 100.	Glucose p. 100.	Saccharose p. 100.	Amylose p. 100.
9 juin. . .	2	6,0	6,7	21,6
4 juillet. .	10	4,2	4,9	14,1
1er août. .	37	0	2,8	6,2
1er sept. .	44		2,6	5,4
4 octobre.	46		2,5	5,3

AMANDE
(D'après Vallée).

Dates.	Matière grasse p. 100.	Sucres réducteurs p. 100.	Saccharose p. 100.
Fin mars.	0,00	5,57	0,00
12 juin. .	Traces.	0,92	1,65
21 — . .	Traces.	0,33	0,93
5 juillet.	6,97	0,19	0,52
25 juillet.	14,35	0,28	0,54
1er oct. .	54,19	0,08	3,36

Il n'est donc pas douteux que, dans les graines oléagineuses, un antagonisme existe entre la présence de sucres réducteurs — ou d'hydrates de carbone susceptibles de leur donner naissance — et celle de la graisse. Cette dernière n'apparaît que pour voir diminuer considérablement les premiers et même disparaître certains d'entre eux.

Est-ce là une raison suffisante pour accepter comme définitivement démontrée l'hypothèse de la formation des graisses aux dépens des hydrates de carbone? Contre une telle conclusion, Mac Clenahan élève l'objection que l'augmentation des corps gras est hors de proportion avec la décroissance de tous les autres constituants présents. Cette objection est facilement réfutable. On peut toujours supposer qu'à un moment donné fruit et graine acquièrent la propriété de transformer les hydrates de carbone en graisses ; qu'ils exercent cette propriété tout d'abord sur les hydrates de carbone présents, ce qui en explique la disparition et ensuite sur les hydrates de carbone qui continuent à arriver, ce qui explique qu'ils n'existent plus jamais qu'en très faible proportion, étant des termes de transition. Remarquons que cette manière de voir n'est pas dénuée d'appui expérimental, puisque, si le glucose disparaît dans la graine, par contre le saccharose s'y maintient, bien qu'en proportions très faibles, jusqu'à la période ultime de la maturation.

A la vérité, l'objection la plus sérieuse dirigée contre cette première catégorie de faits, c'est qu'on ne peut conclure de la variation concomitante de deux phénomènes à l'existence d'un rapport de cause à effet. Pour établir avec sécurité que c'est à partir des hydrates de carbone antérieurement présents dans la graine ou continuellement élaborés par la feuille et transités dans la graine que se forment les corps gras, il eût fallu, par une analyse chimique minutieuse, établir la présence indiscutable de produits intermédiaires, — qui doivent inévitablement apparaître dans une telle transformation, — entre l'amidon, le saccharose ou le glucose et les constituants des graisses. A cet égard, la manière de voir exposée par Fischer, qui fait dériver l'acide stéarique de 3 molécules de glucose et l'acide palmitique d'une molécule de glucose et de 2 molécules de pentose ; les recherches de Buchner et Meisenheimer sur la fermentation butyrique, qui montrent la formation intermédiaire d'aldéhyde acétique entre les hydrates de carbone et l'acide butyrique ;

toutes celles poursuivies sur le métabolisme intermédiaire des animaux et dans lesquelles on a essayé de manifester le rôle des oxyacides et des acides cétoniques [Magnus-Lévy, Embden, Smedley, etc.], eussent pu permettre de formuler d'intéressantes hypothèses de travail.

Or, aucun élément de preuve dans ce sens n'a été apporté, et l'on peut alors tout aussi bien supposer, comme le font Scurti et Tommasi, qu'à un moment donné l'activité chlorophyllienne de la feuille change de modalité et qu'au lieu de fabriquer des sucres elle élabore les précurseurs inconnus des acides gras.

En conséquence, l'observation incontestable d'une concomitance entre l'enrichissement des graines oléagineuses en corps gras et leur appauvrissement en hydrates de carbone ne peut constituer à elle seule un argument suffisant. Tout au plus constitue-t-elle une présomption qui peut être le point de départ d'une investigation plus approfondie.

B. *Signification de la valeur du quotient respiratoire pendant l'enrichissement en graisse.* — C'est pour saisir, pendant qu'elle s'accomplit, la transformation des hydrates de carbone en graisses que Gerber a poursuivi l'étude des variations du quotient respiratoire au cours de la maturation de l'Olive et de la graine de Ricin.

Au début de leur formation, les Olives présentent un quotient respiratoire inférieur à l'unité; une Olive verte observée le 15 juillet a un quotient respiratoire de 0,79. Lorsque les Olives revêtent une teinte rouge violacé, c'est-à-dire au moment où De Luca a observé l'apparition de la matière grasse, le quotient respiratoire est nettement supérieur à l'unité : 1,51 à 1,42. Si l'Olive est séparée de l'arbre, alors qu'elle présente un quotient supérieur à l'unité, — 1,46 le 11 octobre, — elle voit peu à peu ce quotient s'abaisser au-dessous de l'unité, — 0,68 le 22 octobre. L'évolution de la graine de Ricin permet la constatation de phénomènes presque identiques. La graine jeune, à consistance molle, qui contient une proportion élevée de glucose et de saccharose et peu ou pas d'huile, présente un quotient respiratoire inférieur à l'unité; la graine plus âgée, de consistance ferme, à tégument coloré et résistant, chez laquelle les matières sucrées diminuent tandis que l'huile augmente, a un quotient respiratoire supérieur à l'unité ; enfin la graine mûre présente à nouveau un bas quotient respiratoire.

Pour Gerber, comme nous l'avons vu précédemment, ces faits s'expliquent par une transformation de la mannite. Si cette hypothèse est difficilement acceptable, il n'en reste pas moins que les faits mis en lumière par Gerber sont très suggestifs. On sait, en effet, que dans l'organisme animal toute formation de réserve grasse aux dépens des hydrates de carbone est accompagnée par un quotient respiratoire supérieur à l'unité. Il n'y a aucune raison pour qu'il n'en soit pas de même chez le végétal. Le passage de l'hydrate de carbone à la graisse libère de l'oxygène qui peut être utilisé pour les combustions, ce qui diminue l'emprunt extérieur d'oxygène.

Bien qu'on puisse regretter que Gerber n'ait pas suffisamment démontré que dans ce phénomène global qu'est le quotient respiratoire la valeur élevée ne pourrait être due qu'à la transformation en corps gras, les résultats apportés doivent cependant compter comme un sérieux élément de preuve en faveur de la formation des graisses aux dépens des hydrates de carbone.

C. *Formation de graisse dans le fruit ou la graine séparés de la plante.* — Lorsque fruit ou graine sont séparés avant leur maturité de la plante qui les porte, des modifications chimiques de leurs constituants continuent indiscutablement à se produire. C'est un fait que les observations de Rechenberg, qui montrent une diminution des acides gras libres chez les graines de *Br. Rapa*, *Br. Napus*, *Cannabis sativa*, récoltées avant leur maturité, ainsi qu'une diminution des acides non volatils, rendent incontestable.

Si donc, sur des fruits ou des graines détachés de la plante avant leur maturité et contenant encore des quantités appréciables d'hydrates de carbone, on pouvait manifester une transformation quantitative de ces hydrates de carbone en graisse, on acquerrait de ce fait une preuve irréfutable de l'existence d'un tel mécanisme. Or Pfeffer signale, en 1872, que, si des graines de *Pæonia* sont extraites des carpelles au moment où elles présentent leur maximum de teneur en amidon et mises à sécher à l'air, la transformation de l'amidon en huile s'opère. Malheureusement ces quelques lignes si suggestives ne sont accompagnées d'aucune donnée quantitative. Il ne paraît pas non plus qu'elles aient beaucoup impressionné les chercheurs, car nous n'avons pu trouver aucune expérience analogue dans les travaux ultérieurs. Une observation de Gerber, consignée plus haut, doit cependant être rappelée : des Olives séparées de l'arbre voient pendant un certain temps leur quotient respiratoire rester supérieur à l'unité ; mais il eût fallu relever en même temps les variations concomitantes des hydrates de carbone et des matières grasses, et l'absence de ces données fait que ce dernier argument n'est pas entièrement démonstratif.

Au total, il n'est pas douteux qu'il y a en faveur de la doctrine qui accorde aux hydrates de carbone le rôle de former les graisses dans le fruit et la graine tout un ensemble de présomptions concordantes ; mais la preuve définitive n'est pas apportée. Deux catégories d'études au moins nous paraissent indispensables à entreprendre :

1° Une étude des variations de composition des fruits et des graines détachés de la plante avant la maturité ;

2° Une recherche des produits qui doivent apparaître au cours de la maturation, produits intermédiaires entre les hydrates de carbone et les graisses.

3° Les acides gras sont formés aux dépens d'alcools supérieurs analogues a ceux qui entrent dans la composition des cires. — D'anciennes observations histologiques de Harz qui l'avaient amené à conclure « que le contenu des fruits verts de l'Olive ne paraît contenir ni matière grasse, ni amidon, ni aucun autre hydrate de carbone, mais une substance qui avec le progrès de la maturation tient le milieu entre le caoutchouc, la résine et la graisse et finalement se convertit en huile » ; des études chimiques de Canzoneri, puis de Power et Tutin, qui signalent la présence dans la feuille de l'Olivier de substances ternaires à très hauts points de fusion, dont l'une d'elles contient deux groupements oxydryles et paraît présenter les caractères d'un alcool supérieur, Scurti et ses collaborateurs sont amenés à envisager une conception toute nouvelle de la formation des graisses dans les fruits oléagineux.

En bref, cette conception est la suivante : à un moment donné de la végétation, l'activité chlorophyllienne engendre non pas uniquement des hydrates de carbone tels que des hexoses ou leurs polymères, mais aussi un alcool supérieur : cet alcool transporté dans le fruit y subit la transformation en matière grasse.

Scurti, Tommasi et Fornaini apportent à l'appui de cette manière de voir les faits suivants :

A. *Chez l'Olive.* — L'extrait éthéré total de l'olive verte, récoltée le 3 août, est presque uniquement constitué par un alcool cireux fondant à 299°-300°, correspondant à la formule $C^{31}H^{50}O^3$ et que Scurti et Tommasi identifient à l'oléanol de Power et Tutin.

L'extrait éthéré total de l'Olive arrivé à un degré plus avancé de maturation — récoltée le 18 août — contient, à côté d'une proportion encore assez élevée d'*oléanol* des acides gras non saturés (acides oléique et linoléique) et des acides gras saturés, très vraisemblablement acides palmitique et stéarique. Le caractère fortement acide de l'extrait éthéré fait penser que ces acides sont à l'état libre.

L'extrait éthéré total de l'Olive à partir du 3 septembre contient surtout de l'huile, mais probablement encore une matière cireuse. Dès le 20 septembre, l'extrait est constitué par de l'huile sensiblement pure.

Les recherches de Power et Tutin nous ont appris par ailleurs que la feuille de l'Olivier contient l'*oléanol* en abondance. Il y aurait donc pour Scurti et ses collaborateurs deux phases très nettes : l'une de transport de l'oléanol vers l'Olive, l'autre de transformation de l'oléanol en graisse. Il faudrait, d'ailleurs, ajouter une dernière période, beaucoup moins importante en ce qui regarde le problème étudié, pendant laquelle il y aurait formation d'une matière cireuse dont la présence aurait pour conséquence d'éviter une évaporation trop active.

B. *Chez « Ligustrum japonicum »*. — Le 2 septembre, alors que le fruit a la taille d'un grain de Poivre et ne cède que fort peu d'extrait éthéré, on constate que cet extrait est surtout constitué par un alcool $C^{31}H^{50}O^{3}$ que Scurti et Tommasi désignent sous le nom de *ligustrol*, et dont ils ne peuvent encore dire s'il est isomère à l'oléanol ou identique.

Dans la suite, on rencontre des acides érucique, palmitique et stéarique.

Vers le milieu de la maturation, l'extrait éthéré n'est encore constitué que pour les 5/6 de graisses vraies, c'est-à-dire de substances solubles dans l'éther de pétrole.

L'extrait éthéré de la feuille contient, à côté d'une cire très voisine de celle qu'on rencontre dans le fruit, d'une résine et d'une huile essentielle, une proportion notable de *ligustrol.*

Pour Scurti, le ligustrol serait à l'origine de l'acide érucique comme l'oléanol est à l'origine de l'acide oléique.

Enfin il convient d'ajouter que Scurti et Tommasi apportent quelques arguments complémentaires en faveur de leur point de vue. C'est ainsi qu'ils montrent : chez *Phyllirea media*, la présence à la fois dans le fruit et dans la feuille d'un alcool de même composition centésimale que l'oléanol, le *fillerol* ; dans la moelle de Sureau, ce que l'on appelle la cire n'est rien autre qu'un alcool analogue à ceux préalablement décrits ; cet alcool se forme dans la feuille et il peut être partiellement transformé en acides gras.

Les recherches de Scurti, Tommasi et Fornaini nous paraissent constituer un ensemble intéressant ; elles seraient à reprendre et à poursuivre. Elles mettent en outre en évidence l'erreur à laquelle se sont exposés, plus encore qu'en physiologie animale, les expérimentateurs qui ont évalué comme graisses la totalité de l'extrait éthéré ; elles montrent combien peu de crédit on peut accorder actuellement à toutes les données accumulées jusqu'ici sur l'évolution quantitative des matières grasses et la nécessité de reprendre de telles études avec des méthodes de dosage qui séparent radicalement les acides gras des substances insaponifiables.

De l'ensemble des recherches examinées nous paraît se dégager la conclusion qu'aucune hypothèse ne peut être considérée comme expliquant la totalité des faits ; c'est dire que le problème de l'origine des graisses reste posé. A plus forte raison peut-on dire que la question du mécanisme intime de leur formation reste à peu près entière.

§ C. — **Évolution des acides gras.**

Les acides gras, soit à l'état libre, soit combinés à la glycérine, sont-ils immédiatement réalisés sous leur forme définitive ou subissent-ils des modifications progressives au cours de la maturation? Intéressante en elle-même, une réponse à cette question pourrait en outre apporter quelque indication sur l'origine des acides gras eux-mêmes.

Les seules études systématiques entreprises sur ce sujet l'ont été par Ivanow, qui a observé les faits suivants :

Chez le Lin, l'indice acétyle et l'indice de saponification ne varient pas sensiblement au cours de la maturation. Il n'en est pas de même de l'indice d'iode, lequel augmente très sensiblement, ainsi que le montrent les valeurs ci-dessous rapportées :

Premier essai.

16 juillet 1907	165,9
28 août —	173,5
10 octobre —	176,8
13 — —	172,9

Deuxième essai.

5 juillet 1910	120,6
18 — —	150,9
3 août —	168,1
25 — —	175,3

Les valeurs de l'indice de Hehner montrent que l'élévation progressive de l'indice d'iode est due à la formation de l'acide linolénique. Il ne paraît pas douteux pour Ivanow que les acides les moins saturés se forment les derniers : au début, l'acide linolénique ne représente que 3,8 p. 100 de la matière grasse; il atteint 15,6 à la maturité.

L'évolution des autres graines étudiées est tout autre. En effet, sauf en ce qui regarde l'indice d'acidité sur lequel nous aurons à revenir et qui n'a rien à voir avec la nature des acides, les huiles de Colza, de Chanvre, de Tournesol et de Pavot ne présentent aucune modification significative au cours de la maturation.

Les faits acquis sont encore bien insuffisants. La poursuite systématique des variations que peuvent subir les acides gras au cours de la maturation serait sans doute d'un grand intérêt. Mais ici encore il est indispensable de faire appel à une méthode qui isole au préalable les acides gras et de ne plus pratiquer de déterminations sur des extraits totaux qui peuvent renfermer bien autre chose que des graisses.

IV

MÉCANISME DE LA SYNTHÈSE DES GRAISSES NEUTRES

Quelle que soit l'origine des acides gras et de la glycérine, ces deux corps doivent s'unir pour donner les graisses neutres présentes dans la graine et dans le fruit à la maturité. Cette combinaison, cette synthèse nous offre deux points importants à étudier : sa vitesse au cours de la maturation, la nature de l'agent qui la réalise.

§ A. — Marche de la synthèse des graisses neutres.

Les corps gras neutres ne sont pas réalisés d'emblée dans les formations oléagineuses ; c'est là une conclusion qu'imposent toutes les recherches poursuivies sur l'évolution des corps gras. S'il est, en effet, impossible de mettre en évidence la présence de quantités significatives de glycérine, par contre, tous les observateurs sont unanimes à accorder une valeur acide très élevée aux corps gras extraits au début de la maturation et à constater une diminution régulière de cette acidité au cours de la maturation. Le tableau II dans lequel nous résumons les divers faits observés sur ce point rend particulièrement sensible la généralité du phénomène.

TABLEAU II

Variations de la valeur acide des graisses au cours de la maturation.

Lin (Ivanow).

5 juillet 1910	15,40
18 — —	3,58
3 août —	4,03
25 — —	5,65

Colza (Ivanow).

7 juillet 1910	74,31
25 — —	16,05
8 août —	13,88
25 — —	9,40

Chanvre (Ivanow).

17 août 1910	5,81
28 — —	2,49
13 septembre —	2,72

Noix (Leclerc du Sablon).

(Quantité de baryte nécessaire pour neutraliser 100 gr. d'extrait éthéré.)

6 juillet —	3^{gr},00
1er août —	0^{gr},02
1er septembre —	0^{gr},005

Olive (Scurti et Tommasi).

(Valeur acide de l'extrait dans l'éther de pétrole.)

28 septembre —	12,8
4 octobre —	12,0
15 — —	9,5
16 novembre —	7,6
5 décembre —	6,3
31 — —	6,1

Quelle est la cause de ce phénomène? *A priori*, deux hypothèses peuvent être formulées :

a. La plante est incapable de réaliser la synthèse, au moment où elle peut fabriquer les acides gras ; elle n'acquiert que tardivement cette propriété ;

b. La plante, capable d'opérer la synthèse des graisses neutres, fabrique les acides gras en excès ; il n'y a pas synchronisme entre la production des acides gras et celle de la glycérine.

Bien qu'aucune recherche systématique n'ait été faite sur ces points, l'impossibilité de déceler la présence de glycérine, qui représente cependant de 9 à 10 p. 100 des graisses neutres, rend la seconde hypothèse beaucoup plus vraisemblable. Si seules les propriétés synthétiques avaient été en défaut nous aurions à constater une accumulation de la glycérine parallèle à celle des acides gras.

§ B. — L'agent de synthèse : la lipase.

La synthèse des graisses neutres, disait-on autrefois, est le fait de l'activité protoplasmique, formule qui n'est point une explication et n'est souvent que l'expression d'un point de vue vitaliste d'après lequel on oppose l'activité vitale aux phénomènes physico-chimiques dont la matière vivante est le siège. Les recherches plus récentes ont donné de la synthèse des graisses une explication entièrement satisfaisante. Cette synthèse doit être en effet rapportée à l'activité de la lipase, dont, comme nous le verrons plus loin, de nombreux travaux ont montré la présence dans les graines oléagineuses.

Rechenberg montre tout d'abord que les graines détachées de la plante avant leur maturité continuent à opérer la synthèse des graisses neutres, l'indice d'acidité des corps gras diminuant. C'est ainsi qu'en trois semaines l'indice d'acidité des graines du *Br. Rapa* passe de 0,133 à 0,034, celui des graines du *Br. Napus* de 2,137 à 0,138.

Mais d'autres travaux apportent des preuves plus directes de l'activité synthétique de la lipase. Après avoir broyé la graine de Ricin décortiquée et l'avoir traitée par l'éther, Dunlap et Gilbert ajoutent le produit obtenu à des mélanges d'acide oléique et de glycérine. Des dosages d'acidité après des temps variés montrent que la teneur en acide oléique, qui était au début de $337^{mg},3$ par gramme de mélange s'abaisse à 322 milligrammes après deux jours, $320^{mg},2$ après trois jours, $311^{mg},6$ après six jours, $290^{mg},5$ après neuf jours, $248^{mg},6$ après onze jours; c'est dire qu'à ce moment 26 p. 100 de l'acide oléique présent sont passés à l'état de combinaison.

Welther obtient une préparation diastasique par un procédé très voisin de celui utilisé par Dunlap et Gilbert et constitue des mélanges de 100 parties d'acides gras, 20 parties de glycérine pure à 96 p. 100 et 10 parties de ferment. Après deux jours, il constate une action synthétique très nette, quelle que soit la nature des acides gras employés, mais quantitativement différente suivant la nature de ces acides gras. Cette synthèse porte sur 35 p. 100 des produits mis en œuvre dans le cas des acides gras de l'huile de Palmiste, de 21 p. 100 pour ceux de l'huile de noix de Coco, de 22 p. 100 pour ceux de l'huile de Maïs, de 19 p. 100 pour ceux de l'huile d'Arachide, de 14 p. 100 pour ceux de l'huile de Ricin, de 7 p. 100 pour ceux de l'huile de Coton. Welther montre en outre que l'activité synthétique de la graine de Ricin s'exerce en l'absence d'eau ; si on introduit simplement de l'eau dans les mélanges en voie de synthèse, on voit l'indice d'acidité remonter peu à peu pour retrouver après un certain temps sa valeur initiale.

IVANOW aboutit à des résultats identiques avec les graines de Pavot, de Lin et de Colza. Préparant à partir de ces graines un extrait glycériné, il en observe l'activité synthétique. Dans le cas d'un extrait de graine de Pavot agissant sur l'acide oléique pur, il voit passer l'activité de 44,6 au début à 43,8 après deux jours, 37,27 après vingt jours, 36,9 après vingt-trois jours, 31,52 après trente-neuf jours, 20,52 après cent trente-deux jours.

Si, au lieu de faire un extrait glycériné, on fait un extrait contenant 60 à 80 p. 100 d'eau, alors on constate la propriété saponifiante et non plus la propriété synthétique. Enfin IVANOW montre sur l'*Helianthus annuus* que les graines en formations possèdent, comme les graines mûres, un ferment capable d'exercer son action dans les deux sens.

Si donc, sans doute, de nombreuses études de détail restent à poursuivre quant à la synthèse des graisses neutres à partir de leurs constituants; si, en particulier, aucune explication définitive ne peut être donnée du fait qu'au début de la maturation des formations oléagineuses la proportion des acides gras libres est fort élevée et qu'elle décroît dans la suite, il n'en reste pas moins que nous connaissons maintenant l'agent responsable de la synthèse, la lipase contenue dans les graines et dont les propriétés synthétiques se manifestent avec d'autant plus d'intensité qu'elle est en présence de proportions d'eau plus faibles. Ne serait-ce pas d'ailleurs dans cette propriété qu'il faudrait trouver l'explication du retard de la synthèse sur la production des acides gras, les graines vertes étant beaucoup plus riches en eau? C'est là encore une question qui nécessite de nouvelles recherches.

DEUXIÈME PARTIE

DE L'UTILISATION DES GRAISSES AU COURS DE LA GERMINATION

Pendant toute la première période de son existence et tant qu'elle ne possède pas une quantité suffisante de chlorophylle, la plante phanérogame, pour édifier ses tissus, fait obligatoirement appel aux matières de réserve emmagasinées dans la graine au cours de la maturation. Dans le cas qui nous occupe actuellement, c'est donc, en dehors des matières azotées et minérales, les graisses accumulées dans la graine oléagineuse qui vont être le point de départ des substances constitutives de la plantule, jusqu'à ce que disparaissent les cotylédons épuisés et que la plantule, munie enfin de tous les organes indispensables pour son fonctionnement, puise dans le sol et dans l'air les matériaux nécessaires à son développement ultérieur. Les matières grasses doivent donc disparaître au cours de la germination, et c'est cette disparition qu'ont tout d'abord observée les premiers expérimentateurs, SAUSSURE, MEYEN, BOUSSINGAULT.

Des examens histologiques et des déterminations quantitatives de la matière grasse des graines vinrent bientôt confirmer leurs observations initiales. SACHS observe au début de la germination du *Cucurbita maxima*, après quatre ou cinq jours, un changement complet de l'aspect microscopique du contenu cellulaire et l'apparition de grosses gouttelettes d'huile, puis, au fur et à mesure du progrès de la germination, le nombre des gouttelettes diminue. REUNERT constate que 2^{gr},2 de graines de Colza représentant 2 grammes de substance sèche contiennent 0^{gr},943 d'huile et, aussitôt après le début de la germination, 2^{gr},2 des mêmes graines représentant 1^{gr},936 de substance sèche ne contiennent plus que $0^{gr},716$ d'huile. **Letellier** voit 1 gramme de graines de Colza non germées contenant $0^{gr},50$ de graisse, tandis que le même poids de graines germées, alors que les radicelles ont de 10 à 12 centimètres de long, n'en contient plus que 0,28 ; à la même évolution correspond chez *Madia sativa* une chute de la quantité de corps gras de $0^{gr},41$ à $0^{gr},18$.

Toutes les recherches subséquentes ne firent qu'établir la généralité du phénomène chez toutes les graines oléagineuses étudiées. Au surplus, il n'y a aucun intérêt à insister sur l'existence de cette disparition progressive des corps gras, puisqu'elle est la condition *sine qua non* du développement de la plantule. Ce qui importe, ce n'est donc point la mettre en évidence, c'est étudier les conditions dans lesquelles elle se poursuit, son mécanisme, les substances nouvelles auxquelles les corps gras disparus donnent naissance ainsi que les agents de cette transformation. Le problème est d'ailleurs parfaitement limité dans le temps entre le début de la germination et le moment où la jeune plante peut, par son activité chlorophyllienne, réaliser la synthèse des composés ternaires. Dans ces conditions se posent les questions suivantes : *quand*, *où*, *comment et sous l'influence de quels agents les graisses se transforment-elles ?*

Nous aurons donc à étudier successivement :

I. La marche de la disparition des graisses dans la plantule au cours de la germination ;

II. Le lieu de transformation des substances grasses ;

III. Le métabolisme intermédiaire des corps gras et les agents qui le conditionnent ;

IV. Les transformations ultimes des corps gras et leur mécanisme.

I

MARCHE DE LA DISPARITION DES GRAISSES AU COURS DE LA GERMINATION

Entre le moment où les conditions convenables d'humidité, de température sont offertes à la graine pour sa germination et celui où la plantule ayant consommé ses réserves végète par son activité propre, la disparition des graisses ne présente pas, à beaucoup près, un cours régulier. Pendant un certain temps, variable suivant l'espèce considérée, les modifications quantitatives des corps gras sont à peine sensibles ; puis tout à coup elles se produisent, et la disparition se poursuit alors avec une extrême rapidité.

Plus ou moins marquée chez les diverses graines, ces deux phases existent chez toutes, comme vont nous le montrer les recherches sur l'évolution quantitative des graisses pendant la germination.

Première période. — LETELLIER note chez le Colza et chez *Madia sativa* une différence des plus médiocres entre la graine non germée et celle dont la radicule a atteint une longueur de 3 centimètres ; entre ces deux états, la teneur en matière grasse passe en effet de 0,50 à 0,43 par gramme chez le Colza ; de 0,41 à 0,39 chez *M. sativa.*

HELLRIEGEL, après avoir trouvé $47^{gr},09$ de graisse dans 100 grammes de graines de Colza, en retrouve encore pour un même poids initial de graines $47^{gr},76$, puis $43^{gr},77$ dans deux déterminations faites avant l'apparition de l'hypocotyle.

PETERS, qui rapporte les valeurs trouvées au poids sec, constate même une légère augmentation, due sans aucun doute à son procédé d'évaluation, entre la graine non germée de Courge — 49,51 p. 100 — et la graine germée au moment où la racine principale ne possédant pas encore de radicelles atteint de 2 à 4 centimètres de long — 51,67 p. 100.

Chez la graine de même espèce, LASKOWSKI trouve 56,56 p. 100 d'huile au repos et 52,16 dans la plantule à racine de 2 centimètres. Toujours sur la Courge, JEGOROW ne relève aucune variation — 45,31 à 45,55 — pendant les dix premiers jours de la germination.

Au cours des six premiers jours de la germination du Ricin, FLEURY ne note qu'une modification insignifiante de 46,60 à 45,90 ; DELEANO, qui chez le Ricin a étudié fort attentivement les variations quantitatives des matières grasses, signale expressément que la teneur reste parfaitement constante pendant les huit premiers jours et si, pendant le même temps, MAQUENNE observe une diminution qui n'est pas négligeable, de 51,40 à 33,70, elle est cependant incomparablement plus lente, comme nous le verrons plus loin, que celle qui se produit dans les jours qui suivent.

Chez le Radis, germant à la lumière diffuse, Muntz trouve 1,750 de graisse dans 5 grammes de graines non germées ; 1,635 dans 5 grammes de graines dont la tigelle atteint 5 millimètres ; 1,535 dans 5 grammes de graines dont la tigelle atteint 8 à 12 millimètres. Même phénomène chez le Pavot, où 20 grammes de graines non germées contiennent $8^{gr},915$ de graisses, et 20 grammes de graines germées possédant une tigelle de 8 à 10 millimètres en contiennent encore $6^{gr},815$.

L'Amande douce étudiée par Leclerc du Sablon contient 50 p. 100 d'huile au repos ; l'Amande germée à radicule de 2 centimètres en renferme 45 p. 100 ; même évolution chez la Noix, où la graine au repos renferme 63 p. 100 d'huile et la graine à radicule de 4 centimètres en contient encore 60 p. 100.

Dans les six premiers jours de germination, Maquenne voit la teneur de l'Arachide passer de 51,39 à 49,81 p. 100.

Enfin Miller note, sur *Helianthus annuus*, que la diminution de la quantité globale de graisses est toujours minime au début de la germination et beaucoup moindre que dans la suite ; la graine contient 56 p. 100 et la plantule renferme encore 51,9 p. 100 au moment où les cotylédons atteignent la surface du sol.

Donc partout et toujours le même phénomène : modification à peine sensible du taux des corps gras pendant les premiers stades de la germination.

Deuxième période. — A cette phase de consommation extrêmement lente, parfois nulle, en succède une autre pendant laquelle la disparition des corps gras se poursuit dans la plantule parfois avec une extrême rapidité.

Les recherches anciennes de Letellier aboutirent à la constatation d'un abaissement de 0,43 à 0,28 chez le Colza, de 0,39 à 0,18 chez *Madia sativa*, entre le moment où les radicules ont 3 centimètres et celui où elles possèdent une longueur de 10 à 12; or, comme nous l'avons vu plus haut, pour aboutir au premier stade, la consommation avait été nulle. HELLRIEGEL retrouve peu après le même fait sur le Colza ; entre le moment où l'hypocotyle apparaît, phénomène qui n'a été accompagné que par une modification des plus minimes des corps gras et celui où les cotylédons commencent à verdir, la teneur en graisse tombe de 43,77 à 36,22.

Chez la Courge, PETERS signale une chute de 51,67 à 12,71 entre la plantule à racine principale de 2 à 4 centimètres et celle présentant des cotylédons verts et les premières feuilles vraies ; toujours sur la Courge, LASKOWSKI observe un abaissement de 52,16 à 28,34 entre la graine germée à racine de 2 à 4 centimètres et celle à racine de 8 centimètres. Plus récemment, sur *Cucurbita maxima*, JEGOROW aboutit à la même conclusion : la graine, qui n'avait nullement modifié le taux de ses corps gras pendant les dix premiers jours de sa germination, les voit s'abaisser dans les dix jours qui suivent de 45,55 à 25,88 p. 100 et dans les huit jours suivants à 19,08 p. 100.

Chez le Ricin, FLEURY, qui n'avait vu aucune modification se produire au cours des six premiers jours, en constate une considérable, de 45,90 à 7,90, dans les quinze jours qui suivent ; MAQUENNE signale une chute de 33,71 p. 100 à 3,68 entre le sixième et le dix-huitième jour, et DELEANO, après avoir remarqué la constance de la teneur en corps gras pendant les huit premiers jours, est frappé par son abaissement extrêmement rapide, de 16,5 à 0,28 dans les sept jours qui suivent.

Chez le Radis, à un accroissement de tigelle de 8 à 10 millimètres à 15 à 20 millimètres, MUNTZ voit correspondre une variation de $1^{gr},535$ de graisse à $0^{gr},790$ pour 5 grammes de graine, et au cours d'une évolution identique chez le Pavot une variation de $6^{gr},815$ à $3^{gr},900$ pour 20 grammes de graines.

LECLERC DU SABLON constate un abaissement de la teneur en huile de 45 p. 100 à 7 p. 100 chez l'Amande entre le moment où la radicule a 2 centimètres de longueur et celui où elle atteint 20 centimètres ; chez la Noix, la variation entre les plantules à radicule de 4 centimètres et celles à radicule de 15 centimètres est de 60 à 14 p. 100; l'Arachide, laquelle ne présentait aucune modification sensible dans les six premiers jours de la germination, voit baisser son taux de corps gras de 49,81 à 12,16 p. 100 dans les douze jours suivants.

Enfin Miller met en évidence, chez *Helianthus annuus*, une disparition très rapide, de 51,9 à 13,5 p. 100 entre le moment où les cotylédons atteignent la surface du sol et celui où ils sont complètement étendus.

Deux phases, nettement séparées, peuvent donc être distinguées dans le cours de la disparition des graisses pendant la germination des graines oléagineuses :

1° Une *période de latence*, plus ou moins prolongée suivant l'espèce à laquelle appartient la graine pendant laquelle la radicule atteint souvent 2 à 3 centimètres et qui n'est marquée par aucune modification sensible du taux des corps gras ;

2° Une *période de consommation rapide* succédant à la précédente et s'étendant tantôt jusqu'à l'épanouissement des cotylédons, tantôt jusqu'à l'apparition des premières feuilles.

A ce moment, les réserves grasses consommées en totalité, reste-t-il en permanence dans la plante un quantum constant de substances grasses jusqu'au moment où les processus de maturation amèneront la constitution localisée de nouvelles réserves, c'est là une question que quelques données rapportées par Leclerc du Sablon et par Miller permettent de poser.

Leclerc du Sablon constate, en effet, que chez l'Amande douce, entre le moment où la plantule présente une radicule de 9 centimètres et celui où la radicule atteint 20 centimètres, la teneur en corps gras de la racine et de la tige reste constante, 3 p. 100. Miller rapporte, d'autre part, que, chez l'*Helianthus annuus*, dès que les cotylédons sont au-dessus du sol, le taux des graisses reste constant dans l'hypocotyle et la racine. Y aurait-il donc lieu de distingeur dans les tissus végétaux, comme dans les tissus animaux, ainsi que les recherches de Mayer et Schæffer et les nôtres ont permis de le faire, à côté des substances grasses de réserve éminemment variables en quantité et localisées dans les dépôts, d'autres substances grasses réparties dans la totalité de l'organisme et représentant des constituants permanents des tissus? C'est là une question qui ne peut qu'être posée. Mais il est facile de concevoir tout l'intérêt que présenteraient de nouvelles recherches sur ce point.

II

LIEU DE TRANSFORMATION DES MATIÈRES GRASSES

Nous connaissons maintenant la marche de la disparition des corps gras dans les graines et la plantule au cours de la germination ; mais c'est là une connaissance bien insuffisante, à elle seule, pour nous permettre de comprendre le mécanisme de la transformation.

Ce qu'il nous faut préciser maintenant, c'est le lieu de cette transformation.

On peut concevoir cette transformation suivant trois mécanismes différents :

Ou bien la graine ne laisse sortir aucune trace de matières grasses de ses cotylédons ou de son albumen ; elle transforme ces matières en substances nouvelles qu'elle livre aux diverses parties de la plantule au fur et à mesure de leur apparition et de leur développement;

Ou bien, au contraire, la graine laisse tout simplement échapper, sans leur faire subir aucune modification préalable, les graisses qu'elle a simplement entreposées ; dans ce cas, ce sera alors aux nouveaux tissus qu'il appartiendra de transformer les corps gras ;

Ou bien, enfin, la graine joue à la fois les deux rôles: elle cède à la plantule des substances résultant du métabolisme des corps gras, tout en lui délivrant également des substances grasses non modifiées que la plantule transformera elle-même.

Comment décider entre ces trois conceptions? En ne nous contentant plus, comme nous l'avons fait jusqu'ici, de suivre la disparition de la matière grasse dans la plantule considérée comme un tout, mais en recherchant si seule la graine renferme de la graisse pendant toute la germination ou si, au contraire, on peut en déceler en quantités significatives dans les nouveaux tissus de la plantule, au total en étudiant, pendant tout le cours de la germination, la répartition des graisses dans les divers organes de la plantule.

L'examen des données expérimentales qu'il est possible de rassembler sur ce point montre l'apparition indubitable de graisse dans les organes nouvellement formés, en même temps que la disparition dans les cotylédons. Toutefois les quantités présentes dans l'axe hypocotylé et la racine sont toujours très faibles par rapport à celles que contiennent, — sauf bien entendu dans la période ultime de la germination, — les cotylédons. Enfin le taux de la graisse varie parallèlement, d'une part, dans les cotylédons, d'autre part, dans l'hypocotyle et la racine. C'est là un ensemble de faits qui ressort très nettement de toute les recherches depuis les anciens travaux de Peters jusqu'à ceux, beaucoup plus récents, de Miller.

Les données numériques réunies dans le tableau III nous paraissent apporter sur ces points une démonstration évidente.

Donc la graine abandonne des corps gras et, puisque ces corps gras disparaissent peu à peu de la plantule, c'est que les organes nouvellement formés peuvent les transformer. L'examen des chiffres montre cependant que, si la transformation des graisses dans tous les points de la plantule n'est pas douteuse, c'est néanmoins dans la graine que se poursuivent les processus les plus actifs.

Les teneurs en corps gras sont toujours bien inférieures dans les divers organes de la plantule qu'elles ne le sont dans les cotylédons ou l'albumen de la graine oléagineuse.

La troisième hypothèse formulée est donc seule en accord avec les faits ; la graine cède à la fois à la plantule des graisses en nature et leurs produits de transformation. La destruction des corps gras n'est donc pas un processus localisé dans la graine, mais c'est là cependant qu'il se poursuit le plus activement.

Un second point est maintenant à élucider. Les modifications dont nous constatons la valeur globale dans le cotylédon ou l'albumen prennent-elles là leur origine ou bien, au contraire,

TABLEAU III

Variations simultanées du taux des corps gras dans les divers organes de la plantule au cours de la germination des graines oléagineuses.

ÉTAT DE LA PLANTE.	TENEUR EN GRAISSE EN P. 100 DE MATIÈRES SÈCHES.			
	Total.	Cotylédons.	Hypocotyle.	Racine.
Courge (Peters).				
Graine	49,51	»	»	»
Racine principale 2 à 4 cm.	51,67	40,48	6,36	4,83
5 à 6 radicelles de 2 à 3 cm.	33,43	26,40	3,93	3,10
Cotylédons verts; apparition des premières feuilles	12,71	7,2	2,68	2,83
Helianthus annuus (Schmidt).				
Graine	11,415	»	»	»
Hypocotyle 20 millimètres.	6,838	6,498	0,286	0,059
— 40 millimètres.	2,263	1,903	0,360	
Arachis hypogæa (Schmidt).				
Graines	23,092	»		»
Hypocotyle 5 millimètres.	18,746	18,400		0,346
Hypocotyle 25 millimètres.	16,640	14,287		0,353
Apparition des premières feuilles	10,299	10,037		0,262
Amande douce (Leclerc du Sablon).				
Graine	50	»		»
Radic. 9 centimètres	37	41		3
Radic. 15 centimètres	21	27		3
Radic. 20 centimètres	7	10		3
Ricin (Leclerc du Sablon).				
		Albumen.		Plantule.
Graine	69	»		»
Radic. $0^{cm},7$		45		49
— $1^{cm},3$		59		20
— 4		44		37
— 5		36		13
— 6		24		9
— 8		22		8
— 10		10		9
— 12		11		7

ces organes sont-ils passifs, les modifications qu'ils subissent résultant de l'action exercée sur eux par le germe? Il est facile de répondre à cette question posée par van Tieghem dès 1872, et à laquelle il avait apporté à ce moment une solution que les recherches ultérieures n'ont fait que confirmer. Au cours de la germination du Ricin, van Tieghem constate une progression des phénomènes sensiblement équivalente dans toutes les cellules de l'albumen; peut-être y a-t-il une légère accélération centripète, mais bien peu marquée. Cette première observation tend donc à montrer que la transformation de l'albumen est le fait de l'activité propre de ses cellules et non une modification passive conditionnée par la présence du germe. Isolant ensuite des albumens de Ricin et les ayant placés sur de l'ouate humide à 25°, à 30°, van Tieghem les voit augmenter de taille et d'épaisseur. La mesure des échanges respiratoires montre une absorption de l'oxygène sensiblement égale à l'excrétion d'acide carbonique. Enfin l'huile grasse diminue, tandis qu'apparaît l'amidon.

A ces observations qui manifestent incontestablement l'activité autonome de l'albumen, Leclerc du Sablon ajoute le fait que les processus sont plus rapides dans l'albumen séparé de la plantule.

Même phénomène pour les cotylédons de *Helianthus annuus* séparés de l'embryon et placés sur du plâtre humide et chez lesquels, après quatorze jours, Hannsten ne peut plus déceler de corps gras.

Au total, bien que des corps gras soient répartis au cours de la germination dans tous les organes de la plantule, c'est cependant dans la graine elle-même que se poursuivent les modifications les plus actives, et là les cotylédons ou l'albumen, suivant la constitution morphologique de la graine, sont les agents autonomes de ces transformations.

III

MÉTABOLISME INTERMÉDIAIRE DES GRAISSES

Nous devrons tout à l'heure étudier les transformations ultimes des graisses. Nous verrons, — ce qui est en quelque manière évident, étant donnée l'absence de la chlorophylle, — les hydrates de carbone présents dans la plantule tirer leur origine des corps gras. Mais le passage du corps gras, du triglycéride, à la substance sucrée ou saccharifiable ne peut se faire sans de nombreuses modifications intermédiaires, et ce sont ces modifications qu'il convient tout d'abord d'étudier.

Quelles transformations les graisses peuvent-elles donc subir?

Tout d'abord une graisse neutre contient deux substances, toutes deux susceptibles de donner naissance à des hydrates de carbone: la glycérine et les acides gras. Y a-t-il à l'origine du catabolisme des matières grasses une mise en liberté de ces constituants, c'est-à-dire une saponification des graisses neutres?

En second lieu, la physiologie animale nous montre que les deux grands processus qui interviennent dans la dégradation des acides gras, c'est la désaturation et l'oxydation. En est-il de même en physiologie végétale?

Enfin, quel que soit le processus à intervenir, la consommation d'un acide gras comporte un raccourcissement de sa chaîne, une coupure avec apparition de corps à chaîne moins longue. Y a-t-il alors formation d'acides gras à poids moléculaires moins élevés?

C'est à l'ensemble de ces questions que nous allons tenter de répondre en étudiant l'évolution qualitative des matières grasses au cours de la germination.

§ A. — Saponification des graisses.

a. *Existence de la saponification.* — Deux faits pourraient permettre d'affirmer l'existence d'un processus de saponification au cours de la germination des graines oléagineuses : la présence de glycérine et l'augmentation de l'indice d'acidité des matières grasses.

Pas plus qu'au cours de la maturation il n'a été possible de mettre la glycérine en évidence au cours de la germination.

MUNTZ chez le Radis et le Pavot, LECLERC DU SABLON chez l'Arachide, le Ricin, le Lin, le Chanvre, le Colza et le Pavot, MILLER chez l'*Helianthus annuus* ont été également impuissants à la déceler. Cette première preuve nous échappe donc.

Par contre, l'examen de l'indice d'acidité ne laisse aucun doute : tous les expérimentateurs sont unanimes à constater une augmentation constante et considérable des acides gras libres au cours de la germination.

Muntz l'indique en 1871 pour le Radis, le Pavot et le Colza, se fondant sur l'augmentation notable de la solubilité des corps gras bruts dans l'alcool, tout en faisant néanmoins remarquer que ce procédé ne permet pas une représentation quantitative exacte des phénomènes, l'alcool dissolvant les corps gras neutres d'autant plus facilement qu'il tient en solution plus d'acides gras libres.

Chez l'*Arachis hypogæa*, Schmidt voit la teneur des graisses en acides libres s'élever de 1,13 p. 100 dans la graine à 4,31 dans la plantule ayant un hypocotyle de 3 millimètres, 5,47 dans la plantule à hypocotyle de 25 millimètres et 6,50 lorsque les premières feuilles apparaissent. Chez le *Cannabis sativa*, les acides gras représentent 7,56 p. 100 des graisses dans la graine et 13,21 p. 100 lorsque l'hypocotyle a atteint 20 millimètres (Schmidt).

Chez l'*Helianthus annuus*, d'après Schmidt, le pourcentage des acides gras libres passe de 1,605 dans la graine à 4,59 dans la plantule à hypocotyle de 20 millimètres et 13,83 dans la plantule à hypocotyle de 40 millimètres ; d'après Miller, la teneur en acides gras, nettement inférieure à 1 p. 100 dans la graine, atteint 1,6 quand la semence apparaît au sol et s'élève alors très rapidement ; enfin von Furth trouve un indice d'acidité de 3,5 dans la graine au repos et de 35,5 dans les plantules de quatre semaines ayant une racine de 4 à 5 centimètres.

Au cours de la germination du Ricin, Leclerc du Sablon note que, pour neutraliser 500 grammes d'huile brute, il faut $0^{gr},4$ de baryte dans le cas de la graine; $0^{gr},6$ quand la radicule a atteint $0^{cm},7$; 1 gramme pour une radicule de 2 centimètres ; $2^{gr},9$ pour une radicule de $3^{cm},5$; $6^{gr},6$ pour une radicule de $9^{cm},0$; $24^{gr},7$ pour une radicule de $10^{cm},0$. Chez la Noix, alors que $0^{gr},005$ de baryte suffisent à neutraliser 100 grammes d'huile extraite de plantules dont la radicule a 4 centimètres, il en faut 0gr,5 pour neutraliser la même quantité de matière grasse extraite à la fin de la germination.

Chez *Cucurbita maxima*, l'indice d'acidité déterminé par Jegorow est de 0,7525 pour les corps gras de la graine au repos, de 2,91 pour ceux de la plantule de six jours, de 3,08 dans la plantule de dix jours, de 59,09 pour la plantule de vingt jours.

Enfin Ivanow, dans une étude d'ensemble sur les variations qualitatives des graisses au cours de la germination, relève pour l'indice d'acidité des différences entre la graine et la plantule de huit jours de 3,95 à 11,6 chez le Lin ; de 2,8 à 7,53 chez le Chanvre ; de 4,65 à 14,43 chez le Colza ; et entre la graine et la plantule de quatre jours de 12,13 à 40,07 chez le Pavot.

L'existence d'un processus à de certains moments fort actif de saponification au cours de la germination des graines oléagineuses n'est donc pas douteuse.

b. *Lieu de la saponification.* — Les observations rapportées jusqu'ici ne nous permettent aucune localisation des phénomènes, ayant toujours comparé la totalité des corps gras extraits de la plantule à la totalité de ceux extraits de la graine.

A la question analogue à celle posée tout à l'heure, quant à la détermination du lieu de transformation, nous allons tenter de répondre en invoquant les résultats des recherches de même nature : étude des variations comparées de l'acidité des corps gras dans les diverses parties de la plantule.

Or cette étude nous montre, comme il appert des observations longuement poursuivies rapportées dans le tableau IV, que la teneur en acides gras est toujours considérablement plus élevée dans les tissus de néoformation de la plantule que dans les cotylédons. Pendant les premiers stades de la germination même, les cotylédons ne voient augmenter que très lentement l'acidité de leurs corps gras,

TABLEAU IV

Variations comparées de la proportion des acides gras dans les divers organes de la plantule au cours de la germination (pourcentage des acides gras libres).

ÉTAT DE LA PLANTULE.	ORGANE.	ACIDES GRAS p. 100.
Helianthus annuus (Schmidt).		
Graines		1,605
Hypocotyle de 20 millimètres.	Cotylédons	2,66
	Hypocotyle	30,42
	Racine	100,0
Hypocotyle de 40 $^{m}/_{m}$	Cotylédons	7,77
	Hypocotyle et racine	46,11
Helianthus annuus (Miller).		
Graine		1,6
Stade I	Cotylédons	1,7
	Hypocotyle et racine	18,2
Stade II (cotylédons à la surface du sol)	Cotylédons	1,5
	Hypocotyle et racine	26,0
Stade III	Cotylédons	4,6
	Hypocotyle et racine	27,1
Stade IV	Cotylédons	27,5
	Hypocotyle et racine	58,3
Stade V (cotylédons étendus)	Cotylédons	66,8
	Hypocotyle et racine	97,8
Arachis hypogæa (Schmidt).		
Graine		1,13
Hypocotyle 5 millimètres	Cotylédons	4,09
	Hypocotyle et racine	16,19
Hypocotyle 25 —	Cotylédons	4,98
	Hypocotyle et racine	25,78
Premières feuilles	Cotylédons	5,98
	Hypocotyle et racine	29,31

Doit-on en conclure que le cotylédon ne cède que des corps gras neutres, que tous les tissus possèdent la propriété de saponifier les graisses, mais que c'est la graine qui la présente au moins haut degré? Doit-on penser au contraire que c'est dans la graine que s'opère la saponification, les acides gras étant livrés à la plante au fur et à mesure de leur production et entraînant alors avec eux une certaine proportion de corps gras en leur facilitant, grâce à des phénomènes de solubilité, la traversée des membranes?

Pour que cette manière de voir pût être adoptée, il faudrait établir que la graine en voie de germination possède d'énergiques propriétés saponifiantes. Or, c'est précisément cette démonstration qu'ont apportée les mémorables expériences de Pelouze dont les recherches ultérieures ont entièrement confirmé les résultats. Pelouze voit en effet que des graines de Lin, de Colza, d'Œillette, de Moutarde, d'Arachide, de Noisette, d'Amande, etc., ne contiennent que des graisses neutres. Réduites en une pâte abandonnée à une température de 25°, les mêmes graines présentent au bout de quelque temps des quantités notables d'acides gras. Après avoir en outre attiré l'attention sur le fait que les tourteaux ne renferment que des acides gras, Pelouze conclut : « Lorsque les graines et les diverses semences oléagineuses sont soumises à une division qui brise les cellules et met en contact intime les substances dont elles se composent, les corps gras neutres renfermés dans ces graines se changent en acides gras et en glycérine. »

Ainsi il n'est pas douteux que la graine peut saponifier les graisses qu'elle contient. Or, comme on trouve dans les premières phases de la germination une proportion très élevée d'acides gras dans l'hypocotyle et la racine, très faible dans les cotylédons, il est vraisemblable que les acides gras sont formés dans la graine et abandonnés au fur et à mesure de leur production aux nouvelles formations de la plantule. Reste maintenant à déterminer la nature de l'agent saponifiant.

c. *L'agent de la saponification : la lipase ou lipaséidine de Nicloux.* — Les observations de Pelouze ci-dessus rapportées amenaient immédiatement à penser que l'agent de la saponification appartenait à la classe des ferments. Mais la preuve irréfutable ne pouvait être administrée que par l'isolement, à partir des graines, d'une préparation susceptible d'agir *in vitro* sur les graisses à la manière d'un catalyseur.

Maillot extrait du Ricin une substance soluble dans l'eau et l'alcool à 60°, à laquelle il attribue des propriétés saponifiantes ; mais l'absence de données quantitatives laisse sans grande valeur cette affirmation.

Green, faisant agir un extrait aqueux préparé à partir de graines de Ricin germées, — entre le cinquième et le septième jour de la germination, — sur de l'huile de Ricin conclut à une augmentation des acides gras libres. Mais, comme le fait fort justement remarquer NICLOUX, les chiffres qui mesurent l'acidité sont faibles et, d'autre part, l'absence de précautions antiseptiques ne permet pas de rapporter obligatoirement, surtout dans un milieu riche en albuminoïdes, l'apparition de l'acidité à la formation des acides gras. Les mêmes objections valent vis-à-vis des résultats de même nature apportés par SIEGMUND. CONNSTEIN, HOYER et WARTENBERG font faire un grand progrès à cette question en montrant que, à condition de réaliser les conditions de milieu favorables, c'est-à-dire une acidité marquée, la graine de Ricin broyée et additionnée d'eau peut dédoubler 85 p. 100 d'huile ajoutée.

Mais c'est NICLOUX qui apporte la réponse définitive en isolant la partie active de la graine et en montrant qu'il y a parallélisme complet entre les conditions de son action et celles des actions diastasiques. La graine de Ricin finement broyée, additionnée d'huile, est filtrée sur toile. La centrifugation de l'huile filtrée permet la séparation de deux couches de matières solides, dont l'une est essentiellement constituée par des grains d'aleurone et des débris de membrane cellulaire et l'autre par l'agent saponifiant. Le produit qui constitue cette dernière couche, débarrassée de l'huile par l'emploi d'un solvant approprié, puis desséché se présente alors sous forme d'une poudre blanche, laquelle, mise à agir sur une huile quelconque, en présence d'eau et en milieu acide, la saponifie très énergiquement. Quelle que soit la particularité présentée par ce produit et mise en lumière par NICLOUX, à savoir son extrême sensibilité vis-à-vis de l'eau qui lui confère une place à part, elle n'en est pas moins un ferment, c'est-à-dire une substance isolée de la cellule, agissant *in vitro* sans le concours de l'activité globale du protoplasme et possédant toutes les propriétés caractéristiques des catalyseurs d'origine biologique. La lipase ou *lipaséidine*, pour employer le terme proposé par NICLOUX, est donc l'agent responsable des processus de saponification qui se poursuivent dans la graine en cours de germination.

d. *Parallélisme entre le cours de la saponification des graisses et celui de leur disparition.* — L'étude de la marche de la disparition des graisses dans la plantule nous a permis la mise en évidence d'une phase initiale, d'une sorte de temps de latence pendant lequel la teneur en corps gras n'est pas sensiblement modifiée. Or, la plupart des auteurs qui se sont préoccupés des variations qualitatives des corps gras ont été frappés de l'existence d'une phase analogue dans le cours de l'acidification. Alors qu'au début de la germination l'acidification est très faible, elle augmente fort rapidement peu de temps après son apparition. Il en résulte un parallélisme remarquable entre la disparition des matières grasses considérées dans leur totalité et l'augmentation de la proportion des acides libres. Toutes les graines étudiées ont permis la constatation de ce parallélisme, et les données numériques dues à SCHMIDT, IVANOW, LECLERC DU SABLON réunies dans le tableau V le rendent incontestable.

Or, il nous paraît que la connaissance de ce parallélisme ajoutée aux autres faits dont l'acquisition est certaine nous permet de comprendre le mécanisme initial de la transformation des corps gras au cours de la germination des graines oléagineuses.

Résumons donc ces faits et voyons comment on peut, à leur aide, se représenter la marche de la germination.

e. *Saponification des graisses et conception du mécanisme initial de la germination des graines oléagineuses.* — Quels sont les faits qui peuvent nous permettre de comprendre les phénomènes initiaux de la germination?

1° Dès le début de la germination, il y a augmentation de la teneur en eau, c'est là un fait universel pour toutes les graines, oléagineuses ou non ;

2° La transformation des corps gras n'est pas sous la dépendance de l'embryon ; elle se poursuit dans les cotylédons ou l'albumen isolés ;

3° La saponification des graisses est le fait d'une substance appartenant à la classe des ferments ;

4° La lipase agit *in vitro* tantôt comme agent de synthèse, tantôt comme agent saponifiant. Ce qui commande le sens

TABLEAU V

Variations comparées de la teneur en corps gras totaux et de la proportion des acides gras libres dans les graines oléagineuses au cours de la germination.

ÉTAT DES PLANTULES.	GRAISSE p. 100.	ACIDES gras p. 100.
Helianthus annuus (SCHMIDT).		
Graine	11,415	1,605
Hypocotyle de 20 millimètres	6,838	4,59
— 40 —	2,263	13,88
Arachis hypogæa (SCHMIDT).		
Graine	23,092	1,13
Hypocotyle 5 millimètres	18,746	4,31
— 25 —	14,640	5,47
Apparition des feuilles	10,299	6,50
Lin (IVANOW).		
Graine	33,60	3,95
Plantule de 4 jours	26,40	6,78
— 8 jours	16,00	11,60
Chanvre (IVANOW).		
Graine	31,5	2,84
Plantule de 4 jours	17,8	5,30
— 8 jours	11,5	7,53
Colza (IVANOW).		
Graine	38,30	4,65
Plantule de 4 jours	35,05	3,57
— 8 jours	33,33	14,43

de son action, c'est la teneur en eau du milieu, elle synthétise s'il y a peu d'eau ; elle hydrolyse s'il y en a beaucoup.

5° Il y a parallélisme complet entre le cours de l'acidification des corps gras et celui de leur disparition.

Appuyé sur ces faits, nous nous représentons ainsi la germination : la graine au repos réalise un état d'équilibre entre les graisses, la lipase et l'eau qu'elle renferme. Mise à germer, c'est-à-dire mise en présence d'eau, elle en absorbe jusqu'à ce qu'ait été détruit l'équilibre; pendant tout ce temps, l'évolution de la plante est peu active, la disparition des graisses à peine sensible, c'est notre période de latence. L'équilibre

TABLEAU V *(Suite)*

ÉTAT DES PLANTULES.	GRAISSE p. 100.	BARYTE p. 100 d'huile.
Colza (LECLERC DU SABLON).		
Radicule 0	41,0	2,0
— 0,4	39,5	3,4
— 1,5	29,6	15,4
— 1,7	27,8	17,6
— 2,2	17,5	18,9
— 2,4	15,3	18,5
— 3,5	14,3	19,3
— 4,0	11,8	20,1
Lin (LECLERC DU SABLON).		
Radicule 0	37,9	0,3
— 0,6	36,4	0,3
— 1,2	30,1	0,9
— 1,4	27,1	1,1
— 2,2	22,1	3,9
— 3,2	17,5	4,1
— 3,5	14,1	8,7
— 4,0	11,0	11,4
— 4,2	9,3	17,7
Pavot (LECLERC DU SABLON).		
Radicule 0	43,9	0,4
— 0,1	41,8	1,6
— 0,2	40,6	4,6
— 0,5	36,0	17,2
— 1,0	27,2	—
— 1,5	24,5	20,6
— 1,8	18,6	20,9
— 1,9	16,6	19,0

décidément rompu en faveur de l'action saponifiante de la lipase, apparaît alors la phase active de la germination. La proportion des acides gras augmente, leur consommation s'ensuit et, comme conséquence, les matières grasses disparaissent.

Ainsi le processus initial de la germination nous paraît consister en un phénomène purement physico-chimique, une rupture d'équilibre entre les éléments constituants de la graine, rupture entraînant la mise en marche d'une réaction et due uniquement à la pénétration de l'eau (1).

---

(1) Il va de soi qu'une explication exactement symétrique et également en accord avec les faits connus peut être donnée du phénomène terminal de la

Insistons sur le fait que nous ne voudrions pas qu'on pût croire que nous ne nous rendons pas compte de la part d'hypothèse contenue dans l'explication que nous proposons. Mais elle ne heurte aucune de nos connaissances acquises; elle est, au contraire, en accord avec tous les faits observés jusqu'ici. Elle pourra prendre une valeur réelle si elle est appelée, ce que nous croyons possible, à susciter de nouvelles recherches.

§ B. — Évolution des acides gras.

a. *Désaturation.* — Les recherches de Leathes et Meyer-Wedell, de Hartley et Mavrogordato, tendent toutes à établir que, chez l'animal, lorsqu'il y a consommation active des corps gras, lorsque les graisses sont appelées des dépôts vers le foie pour y être transformées, l'une des premières modifications qu'elles subissent est la désaturation. Les graisses des dépôts, réserves inertes, et celles appelées par le foie à concourir à l'entretien de l'organisme, se distinguent, en effet, par des différences considérables de la valeur de leur indice d'iode. Celui-ci est beaucoup plus élevé dans les graisses hépatiques, ce qui indique l'apparition de liaisons supplémentaires, c'est-à-dire une désaturation.

La graine oléagineuse en germination, utilisant ses réserves, leur fait-elle subir la même transformation? Pour être renseigné sur ce point, il convient tout d'abord de rechercher comment varie l'indice d'iode des graisses de la plantule au cours de son développement. La réponse de tous les chercheurs est unanime : la valeur de l'indice d'iode baisse très fortement.

Schmidt, qui a étudié très soigneusement ce phénomène chez *Helianthus annuus*, *Arachis hypogæa*, *Cannabis sativa*, *Cucurbita Pepo*, constate partout cet abaissement, d'ailleurs

---

maturation. On se rappelle, en effet, que les matières grasses contenues dans les formations oléagineuses présentent tout d'abord un indice d'acidité très élevé qui s'abaisse ensuite pour devenir excessivement faible, sinon nul, quand la maturation est terminée. Or, en même temps, il y a perte, et perte considérable d'eau. Là encore, nous avons les trois éléments : corps gras (à l'état d'acides), lipase et eau. Tant que l'eau est en proportion élevée, les acides gras s'accumulent; mais, lorsque l'eau diminue, sa concentration s'abaisse suffisamment pour que la lipase puisse manifester ses propriétés synthétiques ; alors les acides gras font place aux graisses neutres, pour aboutir à l'état d'équilibre que représente la graine au repos.

plus ou moins marqué suivant la nature des graines, ainsi que cela résulte nettement de ses chiffres rapportés ci-contre :

ÉTAT DE LA PLANTULE.	ORGANE ÉTUDIÉ.	INDICE D'IODE des acides combinés.	 des acides libres.
	Helianthus annuus.		
Graine		140,6	116,6
Hypocotyle de 20 millim.	Cotylédons	137,4	107,9
	Hypocotyle	120,3	93,4
	Racine		67,0
Hypocotyle de 40 millim.	Cotylédons	135,1	78,9
	Hypocotyle et racine	109,4	37,5
	Cannabis sativa.		
Graine		155,4	
Hypocotyle de 20 millim.	Cotylédons	153,3	
	Hypocotyle et racine	100,3	
	Arachis hypogæa.		
Graine		96,4	92,8
Hypocotyle de 5 millim.	Cotylédons	91,1	90,2
	Hypocotyle et racine	90,1	89,6
Hypocotyle de 25 millim.	Cotylédons	89,5	85,2
	Hypocotyle et racine	84,1	83,7
Apparition des feuilles	Cotylédons	87,5	80,1
	Hypocotyle et racine	82,6	79,8
	Cucurbita Pepo.		
Graine		130,8	
Hypocotyle de 10 millim.	Cotylédons	124,0	130,7
	Hypocotyle et racine	90,7	

Chez *Helianthus annuus*, von **Furth**, puis **Miller** retrouvent les mêmes faits. Von **Furth** relève entre la graine non germée et la plantule de quatre semaines une diminution de l'indice d'iode de 107,1 à 91,9 ; **Miller** voit s'abaisser l'indice d'iode de 125,4 à 111,7 dans les cotylédons, à 68,3 dans le reste de la plantule, entre le début de la germination et le moment où les cotylédons sont parfaitement déployés.

Chez les faînes, alors que Sani attribue un indice d'iode de 108,72 à l'extrait éthéré de la graine, il ne trouve plus qu'une valeur de 57,47 à l'extrait éthéré de la plantule étiolée, récoltée dès l'apparition des premières feuilles.

Chez *Cucurbita maxima* étudiée par Jegorow, l'indice d'iode passe de 113,54 dans la graine à 111,55 dans la plantule de huit jours ; 107,18 dans celle de dix jours ; 104,92 dans celle de vingt jours.

Enfin les chiffres ci-dessous empruntés à Ivanow montrent que ce dernier auteur fait une constatation identique à toutes les précédentes sur le Lin, le Chanvre, le Colza et le Pavot.

	GRAINE.	PLANTULE de 4 jours.	PLANTULE de 8 jours.
Lin	173,4	114,2	93,4
Chanvre	150,17	147,0	125,6
Colza	97,7	83,88	71,6
Pavot	140,2	126,0	»

L'abaissement très notable de l'indice d'iode au cours de la germination est donc incontestable ; permet-il de nier entièrement la possibilité d'une désaturation ?

A quoi peut-on attribuer la diminution de l'indice d'iode ? Deux hypothèses peuvent être formulées.

L'une, la plus généralement admise, celle de Schmidt, de Sani, d'Ivanow, veut que, parmi les acides gras qui constituent les graisses, les moins saturés soient consommés les premiers. En sa faveur, Ivanow invoque le parallélisme entre la vitesse de disparition des graisses et la richesse initiale de la graine en composés non saturés. Le Lin, très riche en acides non saturés, présente dans les huit premiers jours de la germination une chute de la teneur en graisse de 33,60 à 16 p. 100 concomitante avec un abaisseemnt de l'indice d'iode de 173,4 à 93,4, tandis que le Colza, dont l'huile renferme beaucoup moins de composés non saturés, ne manifeste pendant le même temps qu'une chute de la teneur un corps gras de 38,3 à 33,33 p. 100, alors que l'indice d'iode s'abaisse de 94,7 à 71,6.

L'autre, formulée par Miller, admet que la diminution de l'indice d'iode est la conséquence d'une oxydation ayant fait apparaître des groupements oxhydryles à la place des liaisons doubles. Des acides hydroxylés se substitueraient ainsi aux composés non saturés initiaux.

En faveur de cette hypothèse, on peut invoquer la fixation assez faible, mais régulière, de l'oxygène par la plante au cours de la germination, fait observé depuis longtemps par Fleury chez le Ricin, par Muntz chez le Radis, le Colza et le Pavot, et qui ressort également des recherches de Bonnier et Mangin, montrant qu'au cours de leur germination les graines oléagineuses présentent un quotient respiratoire inférieur à l'unité. Mais c'est là un argument sans grande valeur. Nous savons, nous le verrons tout à l'heure, que les graisses donnent en définitive naissance à des hydrates de carbone, c'est-à-dire à des produits plus riches en oxygène. Le phénomène observé est donc à rapporter à cette transformation globale; il ne permet pas de conclure à la formation d'acides hydroxylés.

Seule l'étude de l'indice acétyle au cours de la germination nous permettra de voir s'il y a ou non formation de ces produits. Remarquons toutefois que, quelle que soit notre conclusion sur ce point, elle ne nous permettra pas de rejeter la possibilité d'une désaturation préalable.

Étant donnée la rapidité des phénomènes, une désaturation initiale donnant naissance à des termes de passage transformés aussitôt qu'apparus n'est nullement impossible, qu'il y ait ou non passage par le stade ultérieur de composés hydroxylés.

b. *Formation d'hydroxyacides.* — Nous ne possédons malheureusement qu'un nombre de données extrêmement restreint sur les variations de l'indice acétylate.

Von Furth n'observe chez *Helianthus annuus* qu'une variation bien faible de cet indice, — de 208,3 à 215,4, — entre la graine et la plantule de quatre semaines.

Par contre, sur la même plante, **Miller**, s'il ne relève aucune variation significative dans les cotylédons, constate une augmentation considérable dans les graisses de l'hypocotyle et de la racine :

	GRAINE.	STADE I.	STADE II.	STADE III. (Cotylédons apparaissant au sol.)	STADE IV.	STADE V. (Cotylédons épanouis.)
Cotylédons...	40,1	39,0	40,6	38,2	36,5	37,5
Hypocotyle et racine.....		251,4	300,0	274,2	»	»

Il est donc impossible, à l'heure actuelle, de tirer une conclusion, d'affirmer ou de rejeter la possibilité d'une formation d'hydroxyacides. On doit cependant faire remarquer que, puisque les cotylédons séparés de la plantule continuent à se transformer, puisque **Van Tieghem**, puis **Leclerc du Sablon** ont constaté la formation d'amidon dans l'albumen isolé, on devrait noter aussi une augmentation de la valeur acétyle dans le cotylédon. Étant donnée son absence, on peut se demander si les données apportées par **Miller** et déterminées sur un extrait éthéré total ne tiennent pas à la présence dans cet extrait de tout autre corps que des graisses.

c. *Formation d'acides gras à chaîne plus courte.* — Quels que soient les processus initiaux, s'ils aboutissent à la rupture de la chaîne grasse en un point quelconque, sauf s'il y avait purement et simplement départ du groupement carboxyle, il doit y avoir formation d'acides gras à chaîne plus courte. C'est dire qu'on doit s'attendre à un abaisement du poids moléculaire moyen des acides gras. Les variations de deux indices caractéristiques des corps gras peuvent nous documenter sur ce point ; d'une part, celles de l'indice de saponification, lequel nous donne le poids moléculaire moyen ; d'autre part, celles de l'indice de Reichert, lequel décèle la présence des acides gras inférieurs.

Seul parmi tous les observateurs, **Miller** a observé une augmentation de l'indice de saponification chez *Helianthus annuus*; encore ne la peut-il constater que dans les termes ultimes de la germination, comme il apparaît des chiffres ci-dessous :

	GRAINE.	STADE I.	STADE II.	STADE III. (Apparition au sol des cotylédons.)	STADE IV.	STADE V. (Cotylédons épanouis.)
Cotylédons ..	189,3	190,9	192,1	184,3	186,1	204,2
Hypocotyle et racine.....	»	190,3	189,2	191,4	236,9	238,3

Sur la même plante, von Furth trouve un poids moléculaire moyen de 281 chez la graine, de 265 chez le plantule de quatre semaines.

Chez *Cucurbita maxima*, Jegorow note un indice de saponification de 197,94 dans la graine, 204,54 dans la plantule de six jours, 193,52 dans celle de dix jours.

Ce sont là, comme l'indiquait von Furth, des variations bien peu éloignées des erreurs expérimentales.

Quant à l'indice de Reichert, il est, d'après Ivanow, de 1,15 pour la plantule de Colza de dix jours et de 1,4 pour celle de dix-huit jours; de 1,1 pour la plantule de Chanvre de cinq jours et de 1,88 pour celle de dix jours.

Les déterminations de l'indice de saponification et de l'indice de Reichert aboutissent donc à des résultats concordants et négatifs ; nous n'avons aucune preuve de la formation d'acides gras à chaînes plus courtes.

⁂

Si nous jetons maintenant un coup d'œil d'ensemble sur la question du métabolisme intermédiaire des corps gras, il ne nous sera malheureusement pas difficile de constater la pauvreté de nos connaissances.

Le point de départ est fermement acquis, il y a incontestablement saponification des graisses, libération des acides gras. Mais, entre ce moment et celui de l'apparition des sucres, il n'est pas exagéré de dire que nous ne savons plus rien. Rien sur la transformation de la glycérine dont la présence même n'a pu être démontrée ; extrêmement peu de chose sur les acides gras dont nous ne pouvons dire en quels points de leur chaîne ils sont attaqués, s'ils sont ou non désaturés, hydroxylés, etc.

Tous ces problèmes exigent donc de nouvelles recherches ; mais il conviendra de se rappeler dans leur entreprise que l'absence de techniques convenables vicie la plupart des données apportées jusqu'à ce jour. C'est, en effet, sur des extraits éthérés totaux qui, en dehors des graisses, peuvent contenir des quantités d'insaponifiable différentes suivant le moment de la mesure et renfermer beaucoup d'autres substances que des corps gras qu'ont été faites la plupart des recherches. Il conviendra donc avant tout, par la fixation de méthodes adéquates, de s'assurer qu'on ne fait porter la mesure des indices caractéristiques que sur les corps gras eux-mêmes. C'est à cette seule condition que pourront être acquises des données permettant une représentation plus précise de l'évolution qualitative des acides gras au cours de la germination des graines oléagineuses.

IV

LES TRANSFORMATIONS ULTIMES DES CORPS GRAS ET LEUR MÉCANISME

a. *Parallélisme entre la disparition des graisses et l'apparition des hydrates de carbone.* — Au cours de son développement, la plantule renferme une proportion de plus en plus considérable d'hydrates de carbone : sucres, amidon, cellulose, etc. Or, comme il ne peut y avoir fixation du carbone atmosphérique en l'absence de chlorophylle, comme la quantité présente ne peut provenir du sol, — et d'ailleurs les mêmes phénomènes s'observent lorsque la graine germe dans le sable, sur du coton ou du papier-filtre humide, — il est bien évident que ces hydrates de carbone ne peuvent provenir que des graisses accumulées dans la graine. Le parallélisme entre la disparition des graisses et l'augmentation des hydrates de carbone est donc obligatoire. Aussi comprend-on mal que, depuis si longtemps, les chercheurs aient continué à accumuler des données numériques manifestant ce parallélisme.

Contentons-nous donc de rappeler que ce fait, déjà établi par les observations anatomiques de SACHS en 1859 et par les analyses de PETERS en 1861, qui voit la teneur en amidon des cotylédons de la Courge, à peu près nulle dans la graine au repos, atteindre 14,63 p. 100 lorsque les cotylédons commencent à verdir, a été confirmé par toutes les recherches ultérieures de FLEURY, de GREEN, de MAQUENNE sur le Ricin ; de LECLERC DU SABLON sur les Amandes douces et amères, la Noix, le Lin, le Chanvre, le Colza et le Pavot ; de MILLER sur l'*Helianthus annuus* ; d'IVANOW sur le Lin, le Chanvre, le Colza, le Pavot, etc., etc...

Les recherches d'IVANOW mettent particulièrement bien en évidence le parallélisme entre la disparition des graisses et l'augmentation de la totalité des hydrates de carbone, c'est-à-dire des substances réductrices obtenues par hydrolyse de la graine dégraissée avec l'acide sulfurique à 2 p. 100. Il est intéressant d'en rapporter les résultats :

	GRAINES.		PLANTULES DE 4 JOURS.		PLANTULES DE 8 JOURS.	
	Graisses.	Hydrates de carbone.	Graisses.	Hydrates de carbone.	Graisses.	Hydrates de carbone.
Lin	33,6	4,5106	26,4	6,695	16,0	17,65
Chanvre.....	31,3	2,80	17,8	7,93	11,3	10,25
Colza........	38,3	4,6531	35,05	14,72	33,33	10,20
Pavot	47,0	1,178	38,55	6,84	36,34	17,40

Mais ce qu'il importe de préciser, ce n'est pas l'existence d'une néoformation des hydrates de carbone, c'est le mécanisme de cette formation. Or nous avons vu, dans le précédent chapitre, qu'aucun terme de passage entre les acides gras supérieurs et les hydrates de carbone n'avait pu être décelé. La question est donc très limitée ; ce qu'il s'agit d'établir ici, c'est l'ordre d'apparition des hydrates de carbone, c'est la nature du premier corps de ce groupe qui apparaît au cours de la germination.

b. *Ordre d'apparition des hydrates de carbone.* — Presque simultanément et dès le début des études sur la transformation des graisses, deux chercheurs formulent la doctrine à peu près unanimement acceptée aujourd'hui.

D'une part, HELLRIEGEL, constatant qu'à la diminution de l'huile dans la graine de Colza au cours de la germination correspond une augmentation régulière des substances solubles dans l'alcool, écrit : « Ces corps n'ont pas encore été suffisamment étudiés ni séparés les uns des autres pour qu'il soit possible d'établir quoi que ce soit d'absolument sûr ; cependant je crois avec beaucoup de vraisemblance à la possibilité d'une transformation en saccharose. »

D'autre part, PELOUZE relate qu'il a constaté au cours de ses recherches que le sucre contenu dans les graines est identique au sucre de Canne et qu'il n'y a jamais de glucose.

Les recherches ultérieures viennent apporter à l'appui de la doctrine qui voit dans le saccharose le premier hydrate de carbone formé un remarquable contingent de données quantitatives.

Chez la Noix, l'Amande douce, le Chanvre, le Lin, le Pavot, l'Arachide, etc., LECLERC DU SABLON observe l'antériorité du saccharose sur le glucose, comme le font voir les chiffres résumés dans le tableau VI.

TABLEAU VI

Variations comparées du taux du saccharose et du glucose au cours de la germination des graines oléagineuses.

LONGUEUR de la radicule.	GLUCOSE p. 100.	SACCHAROSE p. 100.
	Amande douce.	
0 centim.	0	4
9 —	1	5
15 —	5	7
20 —	12	2
	Chanvre.	
0$^{\text{cm}}$,0.....	0,0	1,4
0$^{\text{cm}}$,8	0,3	1,6
2$^{\text{cm}}$,0.....	1,2	1,6
2$^{\text{cm}}$,5.....	2,2	1,8
5$^{\text{cm}}$,0.....	3,0	2,7
	Noix.	
0 centim.	0,0	4
4 —	0,3	2
10 —	2,4	6,10
15 —	11,15	9

LONGUEUR de la radicule.	GLUCOSE p. 100.	SACCHAROSE p. 100.
	Lin.	
0$^{\text{cm}}$,0	0,0	1,6
0$^{\text{cm}}$,8	0,6	2,9
1$^{\text{cm}}$,8	1,5	4,3
2$^{\text{cm}}$,5	3,3	5,0
3$^{\text{cm}}$,0	4,0	6,5
3$^{\text{cm}}$,5	3,3	6,7
4$^{\text{cm}}$,0	4,4	8,4
	Arachide.	
0$^{\text{cm}}$,0	0,0	3,1
0$^{\text{cm}}$,3	0,0	3,9
2$^{\text{cm}}$,0	0,8	5,8
2$^{\text{cm}}$,5	2,0	11,0
3$^{\text{cm}}$,5	4,3	10,6
4$^{\text{cm}}$,0	5,9	8,2
5$^{\text{cm}}$,0	10,2	5,8

Chez le Ricin, Leclerc du Sablon constate que le glucose, lequel ne représente que 0,4 p. 100 du poids de la graine, atteint 14 p. 100 dans une plantule à radicule de 10 centimètres.

Green et Jackson montrent bien d'ailleurs dans ce cas que le saccharose est de beaucoup antérieur aux sucres réducteurs, comme il ressort de leurs mesures rapportées ci-dessous et relatives à des graines germant à 22°.

DURÉE de germination.	ÉTAT DES PLANTULES.	SUCRE interverti.	SACCHAROSE.
0	Graines au repos....................	1,1	10,7
45 heures.	Téguments gonflés	2,7	5,17
117 —	Racine de 0,75......................	6,7	19,4
216 —	Apparition des radicelles...........	19,5	35,7
312 —	Système radiculaire bien développé.	40,8	52,6

Enfin Miller observe chez *Helianthus annuus* le même retard de l'apparition des sucres réducteurs sur l'ensemble des sucres formés. Tout à fait au début de la germination, les sucres non réducteurs diminuent, mais ensuite se produit une augmentation graduelle. Au moment où les cotylédons s'ouvrent il n'y a que des sucres non réducteurs ; les sucres réducteurs apparaissent lorsque les cotylédons se transforment en feuilles.

c. *Mécanisme de la transformation des huiles en saccharose.* — Le fait même sur lequel nous avons insisté à plusieurs reprises, à savoir l'impossibilité de déceler des produits intermédiaires entre les acides gras et le saccharose, laisse prévoir que nous aurons peu à dire sur le mécanisme de cette transformation.

Nous trouvons sur ce point les deux mêmes questions à résoudre que dans toute transformation ; quels sont les stades intermédiaires, quels sont les agents de la transformation ?

En ce qui regarde les stades intermédiaires, Maquenne a formulé une hypothèse fondée sur les résultats de ses recherches sur la transformation en sucre des matières grasses de l'Arachide et du Ricin. Maquenne observe qu'il se forme très peu de matières saccharifiables dans la germination de l'Arachide, alors qu'il s'en forme en abondance dans celle du Ricin. Chez l'Arachide, entre la graine et la plantule de dix jours, il n'y a aucune variation du taux des substances saccharifiables ; 11,09 contre 11,55 ; dans le même temps, ces matières s'élèvent chez le Ricin de 3,46 à 24,14. Étant données les différences de composition qui séparent l'huile d'Arachide de l'huile de Ricin, Maquenne pense que les acides gras saturés sont beaucoup moins aptes que l'acide oléique à se transformer en sucre.

Les acides saturés constitueraient surtout des aliments respiratoires. La production des hydrates de carbone tiendrait à la présence d'un groupement allylique, lequel, rendu libre par la combustion progressive des deux extrémités de la chaîne, se transforme d'abord en glycérine puis en polymères plus ou moins condensés. Quelque intérêt théorique que puisse présenter cette explication, elle n'en est pas moins restée à l'état d'hypothèse, qu'aucun fait expérimental n'est venu vérifier. L'impossibilité de déceler la glycérine ne lui est pas favorable.

D'autre part, de recherches poursuivies sur un certain nombre de graines oléagineuses, IVANOW aboutit à la conclusion qu'aucune distinction qualitative ne peut être faite entre les acides gras quant à leur aptitude à donner naissance à des hydrates de carbone ; il existe simplement entre eux des différences parallèles dans la vitesse de disparition des graisses et d'augmentation des hydrates de carbone.

En ce qui regarde les agents de la transformation, MAZÉ a observé de fort intéressants phénomènes tendant à établir qu'il s'agit d'actions diastasiques. MAZÉ montre tout d'abord que des cotylédons d'Arachides séparés de la tigelle au cours de la germination et abandonnés sur perles de verre dans des conditions convenables d'aération et d'humidité voient augmenter leur poids sec de 2 261^{mg},3 à 2 615^{mg},3, augmentation qui ne peut être que le résultat d'une fixation d'oxygène ; en même temps la teneur en sucre et en matières saccharifiables passe de 341^{mg},63 à 468^{mg},4. Ces faits établis, MAZÉ constate qu'une purée de graines de Ricin exposée à l'air en couche mince à 53° voit changer très nettement le caractère de ses corps gras, en même temps qu'apparaissent en quelques heures des quantités notables de sucres réducteurs.

Toutefois VON FURTH, qui confirme ce dernier phénomène, est loin de lui attribuer la même signification. Il pense qu'il ne s'agit pas d'une transformation de corps gras, mais d'une simple évolution des hydrates de carbone présents dans la graine. C'est donc là encore une question qui reste à l'étude et qui ne pourra être résolue que par la comparaison des quantités de sucre formé avec celles des hydrates de carbone non réducteurs préexistants.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Si l'on veut bien maintenant laisser de côté les faits de détail pour envisager dans ses grands traits la physiologie des graisses dans les plantes oléagineuses, on sera frappé du fait que les deux phénomènes inverses, la formation des graisses d'une part, leur utilisation de l'autre, s'expliquent très vraisemblablement par des mécanismes symétriques.

Dans la germination, le premier stade saisissable de l'évolution des matières grasses neutres, c'est la saponification, la mise en liberté des acides gras ; dans la lipogenèse, le dernier stade qu'on peut saisir avant la période ultime de la maturation, où il n'existe plus dans la graine ou le fruit que des matières grasses neutres, c'est une accumulation des acides gras libres.

Dans la germination, la saponification s'exerce par intervention d'une lipase qui ne peut agir qu'en présence d'une quantité d'eau suffisante ; dans la lipogenèse, le même ferment réalise la synthèse, mais seulement lorsque la graine présente un appauvrissement notable de sa teneur en eau.

Dans la germination, l'évolution qualitative des corps gras est marquée par une diminution régulière de l'indice d'iode, ce qui a amené à supposer que les acides gras les moins saturés étaient consommés les premiers ; au cours de la lipogenèse, on assiste très fréquemment à une augmentation régulière de l'indice d'iode, ce qui a amené à supposer que les acides gras les moins saturés étaient formés les derniers.

Dans la germination, il n'est pas douteux que les graisses engendrent les hydrates de carbone de la plantule ; dans la lipogenèse, il est bien vraisemblable, — sans que la démonstration définitive ait cependant été apportée, — que les graisses tirent leur origine des hydrates de carbone.

Enfin, au cours de la germination d'une graine oléagineuse, le sucre qui apparaît le premier, c'est le saccharose ; dans la lipogenèse, le seul sucre qui persiste jusqu'à la fin de la maturation et qui reste présent dans la graine au repos, c'est le saccharose.

Mais, à côté de cette symétrie remarquable de connaissance, nous pouvons noter la même symétrie d'ignorance. Si nous pouvons en effet, dans les deux cas, — germination et maturation, — nous constituer une représentation suffisamment claire des phénomènes initiaux et terminaux, nous sommes aussi incapables dans un cas que dans l'autre d'asseoir la moindre hypothèse sur des données expérimentales suffisantes quant aux phénomènes intermédiaires ; ni dans la synthèse, ni dans la dégradation nous n'avons pu déceler la présence de glycérine ou de produits résultant de sa transformation ; nous n'avons pu non plus mettre en évidence aucun terme de passage entre les acides gras et le saccharose.

C'est dire que, si les mécanismes initiaux et terminaux ne peuvent être considérés comme entièrement connus, cependant la question vraiment fascinante dans son obscurité, pour reprendre l'expression de Leathes et dont la solution doit tenter les chercheurs, c'est celle du métabolisme intermédiaire.

C'est dire aussi, étant donnée la symétrie des phénomènes, l'intérêt que présenteront dans les études ultérieures la poursuite sur une même graine de recherches parallèles sur les processus de maturation et de germination.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1906. Canzoneri (F.). — Nuove ricerche sulle foglie di ulivo [*Gazz. chim. ital.*, XXXVI (2), 372-376].

1902. Connstein (W.), Hoyer (E.) et Wartenberg (H.). — Ueber fermentative Fettspaltung (*Ber. d. d. chem. Gesellsch.*, XXXV, 3988-4007).

1910. Deleano (N.-F.). — Recherches chimiques sur la germination (*Arch. Sc. biol.*, St.-Péters., XV, 1-24).

1880. Detmer (W.). — Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen (Gust. Fischer, Iéna, 1880).

1911. Dunlap (F.-L.) et Gilbert (L.-O.). — The synthesis of fats by the action of enzymes (*Journ. Amer. Chem. Soc.*, 1911, XXXIII, 1787-1791).

1865. Fleury (G.). — Recherches chimiques sur la germination (*Ann. de Chim. et Phys.*, IV, 38-65).

1880. Funaro (A.). — Studien über die Bildung der fetten Œle und über die Reifung der Oliven (*Landw. Wersuchsstat.*, XXV, 52-56).

1903. Furth (O. von). — Ueber das Verhalten des Fettes bei der Keimung ölhaltiger Samen (*Hofm. Beitr.*, IV, 430-437).

1897. Gerber (C.). — Recherches sur la formation des réserves oléagineuses des graines et des fruits (*C. R. Ac. Sc.*, CXXV, 732-735).

1897. Gerber (C.). — Étude de la transformation des matières sucrées en huile dans les olives (*C. R. Ac. Sc.*, CXXV, 658-661).

1890. Green (J.-R.). — On the Changes in the Endosperm of Ricinus communis during germination (*Ann. of Botany*, IV, 383-385).

1905. Green (R.) et Jackson (H.). — Further observations on the Germination of the feeds of the Castor-oil Plant (*Proceed. Roy. Soc.*, série B ; 1905, LXXVII, 69-85).

1894. Hansteen (B.). — Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen (*Flora*, Erg. Bd., 419-428).

1902. Hartwich (C.) et Uhlmann (W.). — Beobachtungen über den Nachweis des fetten Œles und seine Bildung, besonders in der Olive (*Arch. Pharm.*, CCXL, 471-480).

1870. Harz (C.). — Ueber die Entstehung des fetten Œles in der Oliven (*Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss. Wien*, LXI, 930-946).

1855. Hellriegel (H.). — Beitrag zur Keimungsgeschichte der ölgebenden Samen (*Journ. prak. Chem.*, LXIV, 94-107).

1911. Iwanow (S.). — Ueber Œlsynthese unter Vermittelung der pflanzlichen Lipase (*Ber. Bot. Ges.*, XXIX, 595-602).

1912. Iwanow (S.). — Ueber die Umwandlung des Œls in der Pflanze (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, L, 375-386).

1912. Iwanow (S.). — Ueber den Stoffwechsel beim Reifen ölhaltiger Samen mit besonderer Berücksichtigung der Œlbildungsprozesse [*Beihefte bot. Zentr.*, XXVIII (I), 159-191].

1906. Jegorow (U.). — Ueber Stoffmetamorphose bei der Samenkeimung von *Cucurbita maxima* (*Ann. Inst. agron. Moscou*, 1904, X ; d'après *Bot. Zentralbl*, CI, 597-599).
1912. Korsakow (M.). — Recherches sur la variation des matières grasses, des sucres et de la saponine au cours de la maturation des graines de Lychnis Githago (*C. R. Ac. Sc.*, CLV, 1162-1164).
1874. Laskowsky (N.). — Ueber einige chemische Vorgänge bei der Keimung der Kürbissamen (*Landwirt. Versuchstat.*, XVII, 219-244).
1893. Leclerc du Sablon. — Sur la germination du Ricin (*C. R. Ac. Sc.*, CXVII, 524-527).
1894. Leclerc du Sablon. — Sur la germination des graines oléagineuses (*C. R. Ac. Sc.*, CXIX, 610-612).
1895. Leclerc du Sablon. — Recherches sur la germination des graines oléagineuses (*Revue gén. de Bot.*, VII, 145-165, 205-215, 258-269).
1896. Leclerc du Sablon. — Sur la formation des réserves non azotées dans la Noix et dans l'Amande (*C. R. Ac. Sc.*, CXXIII, 1084-1086).
1897. Leclerc du Sablon. — Sur les réserves oléagineuses de la Noix (*Rev. gén. de Bot.*, IX, 313-317).
1897. Leclerc du Sablon. — Sur la germination des Amandes (*Rev. gén. de Bot.*, IX, 1-16).
1861. De Luca (S.). — Recherches sur la formation de la matière grasse dans les Olives (*C. R. Ac. Sc.*, LIII, 380-384).
1862. De Luca (S.). — Recherches sur la formation de la matière grasse dans les Olives (*C. R. Ac. Sc.*, LV, 470-473).
1862. De Luca (S.). — Recherches sur la formation de la matière grasse dans les Olives (*C. R. Ac. Sc.*, LV, 506-510).
1863. De Luca (S.). — Recherches sur la formation de la matière grasse dans les Olives (*C. R. Ac. Sc.*, LVII, 520-522).
1909. Mc Clenahan (L.). — The development of fat in the black walnut (*Journ. Am. Chem. Soc.*, XXXI, 1093-1098).
1913. Mc Clenahau (F.-M.). — The development of fat in the black walnut II (*J. Americ. Chem. Soc.*, XXXV, 485-493).
1880. Maillot (E.). — Étude comparée du Pignon et du Ricin de l'Inde (*Thèse de Pharm.*, 1 vol, 208 pages, Nancy).
1898. Maquenne (A.). — Sur les changements de composition qu'éprouvent les graines oléagineuses au cours de la germination (*C. R.*, CXXVII, 625-628).
1900. Mazé (P.). — Recherches sur la digestion des réserves dans les graines en voie de germination et leur assimilation par les plantules (*C. R. Ac. Sc.*, CXXX, 424-427).
1902. Mazé (P.). — Sur la transformation des matières grasses en sucres dans les graines oléagineuses en voie de germination (*C. R. Ac. Sc.*, CXXXIV, 309-311).
1897. Merlis (M.). — Ueber die Zusammensetzung der Samen und der etiolierten Keimpflanzen von Lupinus angustifolius L. (*Landwirt. Versuchsstat.*, XLVIII, 419-454).
1894. Mesnard (E.). — Recherches sur la formation des huiles grasses et des huiles essentielles dans les végétaux (*Ann. Sc. Nat.*, XVIII, 257-398).
1910. Miller (E.-C.). — A Physiological Study of the germination of Helianthus annuus (*Ann. of Bot.*, XXIV, 693-725).
1912. Miller (E. C.). — A physiological Study of the germination of Helianthus annuus. II, The oily Reserve (*Ann. of Bot.*, XXVI, 890-901).
1871. Muntz (A.). — Sur la germination des graines oléagineuses [*Ann. de Chim. et de Phys.* (4), XXII, 472-485].

1906. Nicloux (M.). — Contribution à l'étude de la saponification des corps gras (1 vol. 73 p., Hermann, Paris).

1855. Pelouze (J.). — Sur la saponification des huiles sous l'influence des matières qui les accompagnent dans les graines (*C. R. Ac. Sc.*, XL, 605-611).

1855. Pelouze (J.). — Sur la saponification des huiles sous l'influence des matières qui les accompagnent dans les graines (*Ann. de Chim. et et de Phys.*, XLV, 319-327).

1861. Peters (E.). — Zur Keimungsgeschichte des Kürbissamens (*Landwirt. Versuchstation*, III, 1-18).

1872. Pfeffer (W.). — Untersuchungen über die Proteinkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen (*Jahrb. Wiss. Bot.*, VIII, 510-571).

1908. Power (F.) et Tutin (F.). — *Journ. of Chem. Soc.*, CIII, 891).

1898. Puriewitsch (K.). — Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter (*Jahrb. wiss. Bot.*, XXXI, 1-76).

1878. Rousille (A.). — Recherches relatives à la maturation des Olives (*C. R. Ac. Sc.*, LXXXVI, 610-613).

1881. Rechenberg. — Gehalt der thierischen und Pflanzenfette an freien Fettsäuren (*Ber. Chem. Gesell.*, XIV, 2216-2218).

1859. Sachs (J.). — Ueber das auftreten der Stärke bei des Keimung ölhaltiger Samen (*Botan. Zeit.*, XVII, 177-183 et 185-188).

1872. Sachsse. — Ueber einige chemische Vorgänge bei der Keimung von Pisum sativum (*Habilitationsschrift*, Leipzig, 1872).

1900. Sani (G.). — Intorno alla germinazione dell'olivo (*Atti. d. R. Ac. d. Lincei Roma*, 5e sér., IX, 47-51).

1904. Sani (G.). — Ricerche intorno alla germinazione del Faggio (*Atti d. R. Ac. d. Lincei*, Roma, 5e série, XIII, 382-385).

1891. Schmidt (R. H.). — Ueber Aufnahme und Verarbeitung von fetten Œlen durch Pflanzen (*Flora*, LXXIV, 300-370).

1911. Scurti (F.) et Fornaini (M.). — Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi (*Ann. dell. R. Staz. Chimic. agrar. Sperimdi, Roma*, V, 223-239).

1910-1911. Scurti (F.) et Tommasi (G.). — Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi (*Ann. della R. Staz. chimic. Agrar. Sperim. di Roma*, IV (série II), 253-286 ; V, 103-121).

1890. Siegmund (W.). — Ueber fettspaltende Fermente in Pflanzenreiche (*Monatsschr. f. Chem.*, XI, 272-276).

1903. Vallée (C.). — Sur la présence du saccharose dans les Amandes et sur son rôle dans la formation de l'huile (*C. R. Ac. Sc.*, CXXXVI, 114-117).

1897. Wallerstein (M.). — Die Veränderungen des Fettes während der Keimung und deren Bedeutung für die chemisch-physiologischen Vorgänge der Keimung (*Chem. Zentr.*, I, 63-64). LXXXIV, 578-584).

1876. Van Tieghem (Ph.). — Sur la digestion de l'albumen (*Ann. Sc. Nat.*, IV, 180-189).

Van Tieghem (Ph.). — Sur la digestion de l'albumen (*C. R. Ac. Sc.*, 1877, LXXXIV, 578-584).

1911. Welter (A.). — Beitrag zur Kenntniss der Reversibilität der Enzymwirkung (*Z. f. Ang. Chem.*, XXIV, 385-387).

REMARQUES SUR UNE DÉFENSE NOUVELLE
DE LA
ROTATION DU FAISCEAU

Par Gustave CHAUVEAUD

Malgré des avis réitérés, M. Lenoir publia en 1913 une Note (1) à laquelle je fis une réponse qui contenait la remarque suivante : prendre pour un seul tube criblé l'ensemble des tubes criblés dont est formée la file qui va de la base de l'hypocotyle jusqu'à l'extrémité du cotylédon, c'est commettre une erreur anatomique aussi considérable que de dire à propos d'un Mammifère, par exemple : sa colonne vertébrale est formée d'un seul os qui va de la base de la tête jusqu'à l'extrémité de la queue (2).

Cela n'a pas empêché cet auteur de présenter comme thèse et de publier un mémoire ayant pour titre : *Évolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones* (3), qui contient encore de telles affirmations que je dois à nouveau élever une protestation.

M. Lenoir déclare qu'il y a en présence, au commencement « du xx^{e} siècle, deux théories principales pour expliquer le passage alterne de la structure alterne radiculaire à la structure superposée du faisceau libéro-ligneux dans la feuille et la tige. La plus ancienne en date, due à Van Tieghem (1869-1871), est celle mise au point par M. Gaston Bonnier ; l'autre, entièrement nouvelle, est le résultat de longues observations faites par M. G. Chauveaud. »

---

(1) Sur le début de la différenciation vasculaire dans la plantule des *Veronica* (*Compt. rend.*, t. CLVI, p. 1084).

(2) Sur l'évolution de l'appareil conducteur dans les *Veronica* (*Compt. rend.*, t. CLVI, p. 1327).

(3) *Ann. des sc. nat.*

Il ne signale aucune des autres théories proposées par différents auteurs. Il ne fait même pas mention des publications qui ont été l'objet de discussions passionnées, à la Société botanique de France, au cours des années 1911, 1912 et 1913. Il se borne à composer, à la fin de son travail, une liste bibliographique comprenant seulement quatre numéros, donnant la preuve matérielle d'une documentation absolument négligée.

Cet auteur, qui me cite plus de quarante fois dans son mémoire, critique, *a priori*, mes conclusions, formulant des objections dont je vais relever quelques-unes des plus frappantes. Ainsi, à la suite de plusieurs réserves, on peut lire : « Il n'est pas certain non plus qu'on doive admettre sans réserve une résorption véritable des premiers vaisseaux ligneux ou libériens. L'affirmation semble encore dépasser légèrement l'observation. On peut expliquer la disparition apparente par une dispersion des fragments vasculaires sur une considérable étendue en longueur, accompagnée d'une compression entre les tissus adjacents telle que les fragments dispersés et écrasés laissent seulement des traces si fugitives qu'ils sont pratiquement invisibles (1). »

Pour avoir immédiatement une idée de la logique de cette critique, il faut se reporter aux figures représentant des vaisseaux en voie de disparition. A la page 54, on voit la figure 20 montrant « le pôle ligneux, qui n'est plus qu'une lacune contenant les débris des cellules vasculaires ligneuses », et, un peu plus loin, à la même page, la figure 21 « montre nettement deux faisceaux ligneux avec entre eux, au milieu et en bas, une lacune de débris vasculaires ». Cette « lacune de débris » est entourée de cellules de conjonctif à parois minces. Comment ces cellules exerceraient-elles une « compression » de façon à « écraser » les vaisseaux qui ont des parois lignifiées très épaisses ? Si cette compression a lieu, comment existe-t-il une lacune dans laquelle flottent les débris vasculaires ?

M. Lenoir signale ensuite les défauts techniques de mes recherches. « Or, M. G. Chauveaud lui-même n'a fait de coupes qu'à la main ; les séries qu'il a ainsi obtenues sont nécessairement peu continues ; entre deux coupes considérées comme successives, des faits importants peuvent avoir lieu qui passent inévitablement inaperçus, étant donnée, surtout pour certains niveaux, la rapidité avec laquelle se produit une variation capitale à quelques μ de distance (1). »

---

(1) *Loc. cit.*, p. 36.

Si M. Lenoir connaissait un seul exemple où ma technique est en défaut, il aurait dû le citer, à l'appui de sa critique, et dire : Dans telle plante, à un certain niveau, se produit tel fait important qui n'a pas été aperçu sur les coupes faites à la main et que l'on voit sur les coupes faites au microtome. Il donnait ainsi une preuve convaincante, tandis qu'en écrivant « des faits importants peuvent avoir lieu », il fait seulement une supposition et, en ajoutant qu'il « se produit une variation capitale à quelques μ de distance », il témoigne d'une bien grande inexpérience des faits relatifs à l'évolution vasculaire.

Pour m'assurer que deux coupes étaient réellement succesives, j'employai des microplynes successifs, et dès lors mon procédé des coupes à la main ne présentait avec le procédé des coupes au microtome que la différence dans l'épaisseur des coupes obtenues. Or, l'épaisseur des coupes à la main est bien au-dessous de l'ordre de grandeur des éléments à observer. En effet, les vaisseaux sont très allongés par rapport aux cellules du conjonctif qui les avoisinent, et on obtient en général un assez grand nombre de coupes du même vaisseau. Par conséquent, le procédé des coupes à la main est très suffisant pour l'étude des éléments en question.

D'ailleurs, il a été prouvé que ce procédé est suffisant, puisque les résultats qu'il a fournis ont été confirmés, à l'aide du microtome, d'abord par Brandza (2) et, plus récemment, par Maillefert, qui a publié un travail très précis sur le développement vasculaire (3).

---

(1) *Loc. cit.*, p. 41.

(2) Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères (*Ann. des sc. nat.*, 9e série, t. VIII, p. 238, 1909).

(3) MAILLEFERT (ARTHUR), Sur le développement de la structure anatomique de la tige d'*Impatiens Roylei* Walpers (*Bull. Soc. vaudoise des sc. nat.* vol. LII, p. 237-274, avec 27 fig., Lausanne).

Ayant montré la valeur des critiques qui m'ont été adressées par M. Lenoir, nous allons voir comment cet auteur réalise la continuité des faits observés. Il pose d'abord en principe que « l'espèce n'a pas d'importance au point de vue de la croissance et de l'arrangement des faisceaux dans les différentes parties de la plantule (1) », affirmation qui est en désaccord complet avec les observations nombreuses déjà publiées. Appliquant ce principe, il étudie le premier stade dans *Veronica Beccabunga* ; le deuxième stade dans *V. officinalis* et le troisième stade dans *V. hederæfolia*. C'est là une méthode pour établir la continuité du développement vasculaire, qui a au moins le mérite de la nouveauté, aux yeux des botanistes, et il n'y aura pas lieu d'être surpris si elle conduit à des résultats contestables.

En suivant les descriptions de M. Lenoir, on constate qu'il représente plusieurs espèces de *Veronica* au premier stade ; une seule espèce (*V. Beccabunga*) au troisième stade, tandis que, dans le chapitre consacré aux faits observés, on ne trouve aucune figure correspondant au deuxième stade et aucune description s'y rapportant. C'est seulement dans les chapitres suivants qu'il parle du deuxième stade, sans donner une figure qui puisse permettre au lecteur de voir la disposition vasculaire qui lui correspond.

D'après l'indication fournie à la page 120, le deuxième stade a été étudié dans *V. officinalis*. Or, toutes les coupes de *V. officinalis* qu'il figure correspondent au premier stade et montrent un seul vaisseau, alors que les coupes de *V. Beccabunga* correspondant au troisième stade montrent plus de vingt vaisseaux superposés et n'offrent plus aucune trace du premier vaisseau, laissant à peine reconnaître les vestiges des autres vaisseaux alternes qui lui font suite.

On peut juger si la continuité dans le temps a été établie de façon satisfaisante, quand on passe sans transition d'un stade si primitif à un stade si tardif, dont l'un est en outre fourni par une espèce, tandis que l'autre est donné par une espèce différente.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 78.

M. Bonnier, à propos du péricycle de l'axe hypocotylé, avait supposé « que les tissus parenchymateux intercalés entre le péricycle de la tige et les pôles ligneux proviennent originairement de cette assise qui proliférerait au point de donner lieu en partie aux rayons médullaires de la tige (1) ». M. Lenoir entreprend de montrer l'exactitude de « cette conclusion hypothétique », et cette entreprise paraît être le but essentiel de sa thèse.

Dans ce but, il relate la constatation suivante : « Une coupe faite dans le cotylédon avant toute différenciation vasculaire libérienne ou ligneuse nous permet de surprendre manifestement une cellule du péricycle en voie de cloisonnement tangentiel. Cette cellule, dont la cloison est encore extrêmement ténue, en voie de différenciation, est située en face du pôle ligneux futur (2). »

Il fait la même constatation sur d'autres espèces de *Veronica*, ainsi que sur quelques espèces appartenant à des genres différents, après quoi il déclare :

« Nous sommes maintenant en droit de considérer comme prouvée l'hypothèse avancée par les partisans de la théorie du faisceau libéro-ligneux passant de la radicule dans la tige. Entre le pôle ligneux et le péricycle, se différencie un massif parenchymateux formé aux dépens de l'assise péricyclique et appuyé par sa pointe contre le pôle ligneux (3). »

Enfin, plus loin, il dit : « De ces considérations une conclusion s'ensuit : c'est que le massif parenchymateux considéré est, au même titre que les autres formations cambiales, de nature secondaire. D'ailleurs, de même que ces formations, il donne des vaisseaux libériens et ligneux, arrivé à un certain état de différenciation (4). »

Il n'était pas besoin de toutes ces considérations pour en arriver à conclure que ce massif extrapolaire appartient aux formations secondaires. On sait, en effet, que les formations secondaires se produisent en dehors des vaisseaux primaires.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 93.
(2) *Loc. cit.*, p. 94.
(3) *Loc. cit.*, p. 97.
(4) *Loc. cit.*, p. 98.

En particulier, dans la radicule, elles se montrent en dehors des premiers vaisseaux alternes, longtemps après que ces premiers vaisseaux ont achevé leur différenciation.

A mesure qu'on s'élève dans la plantule, on constate que les formations secondaires apparaissent plus hâtivement. A un certain niveau, soit dans l'hypocotyle, soit dans le cotylédon, elles peuvent même apparaître avant la différenciation des vaisseaux.

Il se produit, en effet, une accélération basifuge qui se traduit à la fois par l'apparition de plus en plus hâtive des vaisseaux nouveaux et par la suppression de plus en plus complète des vaisseaux anciens. Quand les formations secondaires se montrent, à un certain niveau, elles fournissent un indice certain que l'évolution vasculaire, à ce niveau, ne correspond pas à un stade primitif. C'est pourquoi les premiers vaisseaux qui se différencient à un niveau où les formations secondaires existent déjà ou apparaissent peu après ne doivent pas être considérés comme primitifs, au même degré que les premiers vaisseaux alternes de la radicule.

C'est pourtant ce que fait M. Lenoir. Il regarde les vaisseaux situés en dedans de ce massif comme tout à fait primitifs et se donne un mal infini pour prouver qu'ils sont identiques aux vaisseaux alternes de la base de l'hypocotyle, ce qui revient à soutenir que les vaisseaux les plus primitifs sont précédés par les formations secondaires.

Il va même plus loin encore, puisqu'il prétend expliquer la rotation du faisceau ligneux par la pression exercée sur le futur pôle ligneux à la suite des cloisonnements secondaires.

M. Lenoir se demande ensuite : « Pour quelles raisons la disposition alterne s'est conservée dans la racine intégralement? Pourquoi a-t-elle évolué dans la feuille et la tige au point de se trouver superposée dès le premier instant?

« Nous ne pouvons répondre à cette double question que par des hypothèses très vraisemblables, mais sans apporter de certitude. Une communication de M. Bonnier à l'Académie des sciences a déjà donné une explication que nous ne pouvons que confirmer et préciser (1). »

---

(1) *Loc. cit.*, p. 115.

Comment M. Bonnier a-t-il pu donner une explication satisfaisante, puisqu'il ne supposait même pas alors que cette double question puisse être posée de cette manière. Il s'agissait, au contraire, pour lui, d'expliquer pourquoi les faisceaux sont superposés, dès l'origine, dans la feuille et deviennent, dans la suite, les faisceaux alternes de la racine. Enfin, comment M. Lenoir peut-il confirmer et préciser l'explication de M. Bonnier, s'il ne peut répondre que par des hypothèses?

Après avoir essayé de prouver que la rotation du faisceau ligneux est causée par la pression du massif extrapolaire, M. Lenoir veut prouver que le faiseau libérien subit également une torsion, et il déclare : « Comme pour le bois, le fait de la torsion s'impose chez le liber et tout le reste du faisceau (1). » Ainsi, d'après lui, le faisceau libéro-ligneux subit une torsion, ou, comme il dit d'ordinaire, une inversion. Quand je lus, pour la première fois, « l'inversion du faisceau libéro-ligneux », je crus qu'il s'agissait d'une simple erreur typographique et qu'il fallait lire « l'inversion du faisceau ligneux ». Mais, en poursuivant la lecture du mémoire, j'ai acquis la certitude que l'auteur avait bien voulu s'exprimer ainsi. Il donne, en effet, « l'explication mécanique de l'inversion du faisceau libéro-ligneux » à la page 114, par exemple, et affirme à plusieurs reprises dans ses conclusions qu'il se produit « une inversion du faisceau libéro-ligneux ». Une telle affirmation est certainement la plus inattendue, puisque l'inversion du liber ne peut donner qu'un liber centrifuge !

Il serait superflu, je crois, d'augmenter le nombre des citations pour montrer combien contradictoires ou incohérentes sont les affirmations contenues dans cette thèse.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 110.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Évolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones, par Maurice Lenoir.. 1

Observations anatomiques et biologiques sur le genre « Lathræa », par E. Chemin.. 125

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

État actuel de nos connaissances sur la formation des graisses au cours de la maturation des graines et fruits oléagineux et sur l'utilisation des graisses au cours de la germination, par Émile-F. Terroine....... I

Remarques sur une défense nouvelle de la rotation du faisceau, par Gustave Chauveaud.. LXV

7526-20. — Corbeil. Imprimerie Crété.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

COLLECTION
" LES LEÇONS DE LA GUERRE "

Les ouvrages de cette Collection ne sont pas des « Livres de Guerre ». Consacrés à l'étude de la situation actuelle, ils ont pour but essentiel de présenter au grand public cultivé les données générales qui doivent guider notre effort de **restauration nationale.**

La guerre pèse trop lourdement sur nous pour que, par lassitude, nous puissions en oublier les leçons; la situation du monde entier est trop incertaine pour que, par légèreté, nous négligions les conseils d'une formidable expérience. Le retour au passé nonchalant est impossible et nous ne recueillerons les fruits de la victoire que si nous savons comprendre les situations nouvelles, agir selon les directives exactes et des méthodes rigoureuses.

L'autorité des écrivains qui, dans cet esprit, ont bien voulu résumer leur science et leur expérience, est un sûr garant de l'intérêt des volumes de cette Collection.

Viennent de paraître (Juin 1920) :

Les Leçons militaires de la guerre, par le commandant breveté BOUVARD, préface par le maréchal PÉTAIN. — 1 volume de 320 pages ... **9** fr. *net.*

L'Industrie française. — **L'œuvre d'hier, l'effort de demain,** par LÉON GUILLET, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers et à l'École Centrale, directeur des Études techniques au ministère du Commerce et de l'Industrie, et JEAN DURAND, professeur-suppléant à l'École Centrale. — 1 volume de 284 pages, avec 38 figures.. **9** fr. *net.*

Alimentation et Ravitaillement, par R. LEGENDRE, docteur ès sciences, préface par Ch. RICHET, membre de l'Institut. — 1 volume de 327 pages..... **8** fr. *net.*

L'Aéronautique. — **Hier, Demain,** par le commandant ORTHLIEB, préface par le commandant VATEAU. — 1 volume de 292 pages.. **9** fr. *net.*

Marine et guerre navale, par le capitaine de frégate J. VASCHALDE, préface par JULES CELS, ancien sous-secrétaire d'État à la Marine de guerre, vice-président de la Commission de la marine militaire à la Chambre des députés. — 1 volume de 326 pages.................................. **9** fr. *net.*

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

État actuel de nos connaissances sur la formation des graisses au cours de la maturation des graines et fruits oléagineux et sur l'utilisation des graisses au cours de la germination, par Émile F. Terroine.................. I

Remarques sur une défense nouvelle de la rotation du faisceau, par Gustave Chauveaud.................. LXV

1331-16. — Corbeil. Imprimerie Crété.

17146 (5b)

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01540 9386